PARASITOLOGIA GENERAL

THOMAS C. CHENG

Capítulo 10: Introducción a los gusanos planos simbióticos.
Turbellaria-Los turbelarios
Aspidobothrea-Los trematodos aspidobótridos.

EDITORIAL AC

10

Introducción a los gusanos planos simbióticos Turbellaria — Los turbelarios Aspidobothrea — Los trematodos aspidobótridos

Los platelmintos figuran entre los primeros parásitos conocidos (véase el capítulo 4). La duela del hígado, *Fasciola hepatica,* fue encontrada por primera vez por Jehan de Brie en 1379 en el hígado de la oveja, en Francia. La importancia de estos gusanos, desde un punto de vista médico y veterinario, no puede ser olvidada. Desde un punto de vista zoológico, estos animales son enormemente interesantes, ya que representan un grupo de invertebrados cuyas fisiología y anatomía se han visto alteradas con objeto de adaptarse al tipo de vida parásita.

MORFOLOGIA GENERAL

El filum Platyhelminthes comprende los distintos animales acelomados, aplanados dorsoventralmente, que generalmente se denominan gusanos planos. Todos los platelmintos presentan simetría bilateral y poseen las células en llama o tipo protonefrítico de sistema excretor (osmorregulador). Normalmente carecen de ano, esqueleto, aparato circulatorio y sistema respiratorio. Los espacios comprendidos entre la pared del cuerpo y los órganos están rellenos de unas células libres flotantes y de células fijadas de diversos tipos (Cheng y Provenza, 1960). Los espacios intercelulares de ejemplares vivos están bañados por líquidos corporales. Las células y los espacios se designan, conjuntamente, con el nombre de parénquima.

La forma del cuerpo de los platelmintos monozoicos es foliácea, ancha, y el cuerpo está aplanado dorsoventralmente, como en el caso de *Fasciola hepatica,* mientras que en los animales polizoicos existen largas cadenas de proglótides, como ocurre en las verdaderas tenias. Entre los cestodos (o tenias) los segmentos del cuerpo más próximos al extremo anterior (o extremo de fijación) son inmaduros y más pequeños que los situados en el extremo posterior. Existen formas intermedias entre los gusanos planos monozoicos y polizoicos.

Todos los platelmintos de vida libre tienen un sistema nervioso que puede ser en forma de red epidérmica primitiva, como ocurre en las formas de vida libre. Sin embargo, la mayoría de las especies parásitas poseen un sistema nervioso relativamente bien desarrollado que comprende un "cerebro" o ganglio cefálico constituido por células ganglionares y fibras que pueden formar una masa definida o estar dispuestos en el parénquima como un anillo ondulado alrededor del extremo anterior del aparato digestivo.

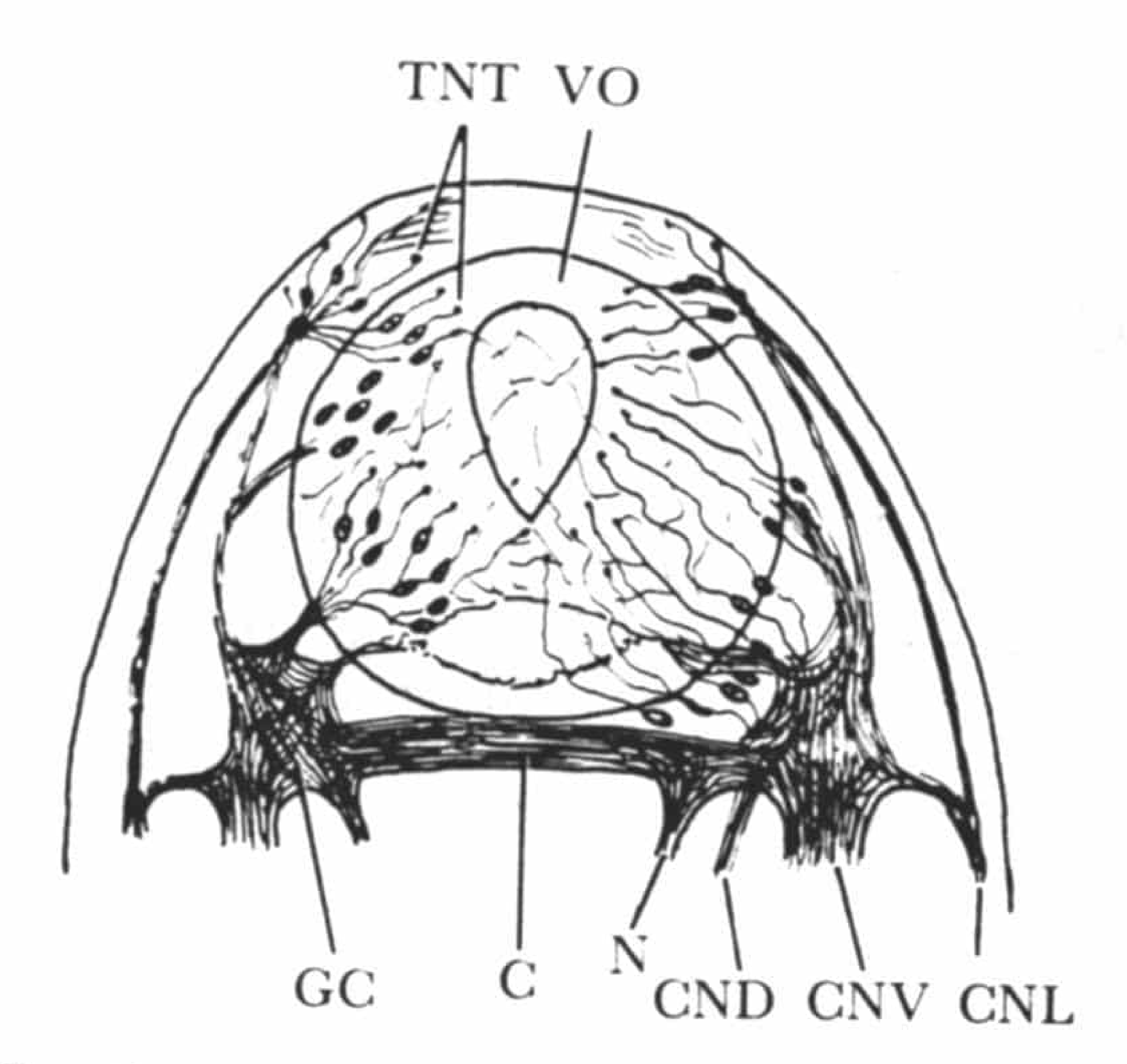


Fig. 10.1. Inervación del extremo anterior y de la ventosa oral de un trematodo digenético. GC, ganglio cerebral; C, conexión entre los dos ganglios cerebrales laterales; CND, cordón nervioso dorsal; CNL, cordón nervioso lateral; N, nervio de la faringe muscular; CNV, cordón nervioso ventral; VO, ventosa oral; TNT, terminación nerviosa táctil. (Copiado de Bettendorf, 1897.)

Del cerebro parten numerosas fibras nerviosas que se dirigen anterior, lateral o posteriormente, inervando los distintos tejidos del cuerpo. Generalmente, el número de cordones nerviosos que se dirigen posteriormente es característico de cada grupo. Existen comisuras transversales que conectan los cordones orientados longitudinalmente (Figs. 10.1 y 10.2). El tipo de disposición específica del sistema nervioso de los principales grupos taxonómicos de los platelmintos se describe más adelante.

Salvo en algunos casos, los gusanos planos parásitos son monoicos, esto es, los aparatos reproductores masculino y femenino se encuentran en el mismo individuo. En los gusanos sexualmente maduros, los testículos y los ovarios funcionan a menudo simultáneamente. La fecundación interna es la más frecuente, y puede llevarse a cabo por autofecundación, si bien esto último es raro; por fecundación entre proglótides (como sucede en algunas tenias); o por fecundación cruzada entre dos individuos.

No todos los platelmintos son parásitos, ya que un numeroso grupo de gusanos planos pertenecientes a la clase Turbellaria son de vida libre; aunque se conocen algunos turbelarios parásitos, como *Collastoma pacifica*, encontrado en el intestino del gusano sipuncúlido *Dendrostoma pyrodes* (Kodloff, 1953). Además, los miembros de la familia Fecampiidae y del suborden Temnocephalida, ambos del orden Rhabdocoela, son simbióticos.

Los gusanos planos parásitos más frecuentes pertenecen a la clase Trematoda (los trematodos) y a la clase Cestoidea (las tenias). Los trematodos y cestodos adultos difieren de los turbelarios en que carecen de cubierta epitelial (sincitial o celular) visible en la superficie de su cuerpo. Por el contrario, el cuerpo de los trematodos y cestodos está recubierto por una fina capa de citoplasma dispuesto sincitialmente, que se halla unido con células subyacentes (Fig. 10.3). Esta capa citoplasmática externa es difícil de apreciar con microscopio óptico, pero fácil de ver con microscopio electrónico. Por tanto, en los años anteriores al descubrimiento del microscopio electrónico, la superficie de los trematodos y tenias se creía cubierta por una capa acelular designada con el nombre de "cutícula". Esta "cutícula", llamada actualmente tegumento, está compuesta de proteínas, mucopolisacáridos, lípidos, lipoproteínas, mucoides, fosfatasa ácida y alcalina, otras enzimas y RNA, y ejerce una función absorbente y, posiblemente, secretoria. En casi todas las especies la membrana limitante externa se pliega formando microvellosidades, lo cual, posiblemente, aumenta la intensidad de

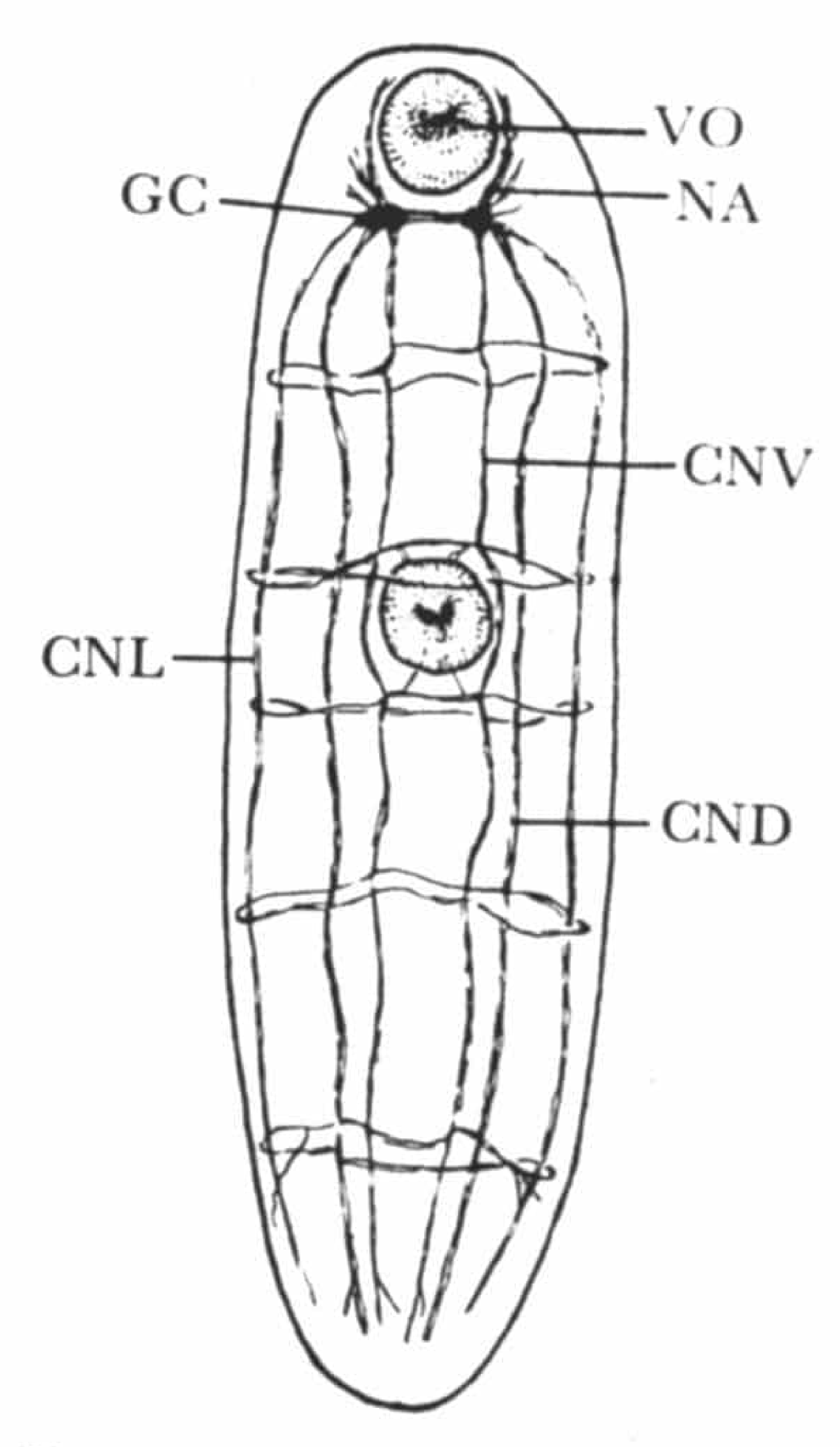


Fig. 10.2. Sistema nervioso de un trematodo distómido. NA, nervios anteriores; GC, ganglio cerebral; CND, cordón nervioso dorsal; CNL, cordón nervioso lateral; VO, ventosa oral; CNV, cordón nervioso ventral. (Copiado de Looss, 1894.)

absorción al incrementar la superficie del cuerpo. Además, en ciertas especies se han encontrado vesículas pinocitóticas asociadas a la superficie del tegumento (Burton, 1964), las cuales también actúan como mecanismo de captación.

En los capítulos siguientes se facilitan más detalles acerca de la superficie del cuerpo de los platelmintos.



Fig. 10.3. Superficie del cuerpo de los platelmintos parásitos. Dibujo semidiagramático de la superficie del cuerpo observada con el microscopio óptico. P, parénquima; CS, células subtegumentarias; MST, músculos subtegumentarios; T, tegumento (también llamado "cutícula" en la literatura antigua); ET, espinas tegumentarias. (Para la interpretación del tegumento de los helmintos estudiado con microscopio electrónico, véanse las Figs. 11.7, 11.8, 12.4 y 14.5.)

MECANISMOS DE FIJACION

Los mecanismos de fijación de los gusanos planos parásitos sobre o dentro de sus hospedadores son el resultado de la adaptación al tipo de vida parásita. El órgano de fijación más frecuente es la ventosa*, que puede estar modificada de diversas formas. La mayoría de los trematodos digenéticos, por ejemplo, poseen dos ventosas: una anterior y otra posterior o acetábulo.

Los trematodos monogenéticos se caracterizan por una única y gran ventosa, por numerosas ventosas colocadas circularmente o por un ensanchamiento muscular en forma de cuña o de espátula, llamado opisthaptor, que se localiza en el extremo posterior del cuerpo. Las tenias poseen ventosas verdaderas en forma de copa sobre sus escólices, o ventosas modificadas en forma de aleta, conocidas como botrios. La importancia taxonómica de la forma de las ventosas se comenta en el capítulo 14.

Las ventosas de los platelmintos son copas muy musculadas y protrusibles que no sólo se adhieren a los tejidos superficiales del hospedador, sino que, realmente, abrazan el tejido (Fig. 10.4).

Además de las ventosas, los trematodos monogenéticos poseen, frecuentemente, una serie de garfios, pinzas y ventosas-grapa; todas estas estructuras se localizan en el opisthaptor y colaboran en el proceso de fijación ahondando o abrazando el tejido del hospedador. Algunas tenias tienen un rostelo espinoso, por lo que reciben el nombre de tenias armadas. En estas especies existen una, o más, hileras circulares de ganchos que se localizan en el extremo del escólex y que se introducen también en el tejido del hospedador. Estos órganos de fijación tienen una esencial importancia para los gusanos planos, ya que, debido a que sus hábitats naturales están localizados en el interior o la superficie de sus hospedadores, los parásitos deben permanecer en todo momento fuertemente fijados para evitar ser arrastrados por el quimo, en el caso de los parásitos intestinales, o caer al agua en el caso de las formas acuáticas ectoparásitas.

Además de las ventosas y de otros órganos de fijación, los platelmintos ven aumentada su adherencia a los tejidos del hospedador por las microvellosidades tegumentarias (también llamadas microtrichas en el caso de las tenias).

APARATO DIGESTIVO

Los trematodos tienen canales alimentarios incompletos que oscilan entre uno o dos cortos ciegos (como en *Brachycoelium*, un parásito de la salamandra) a dos largos ciegos ramificados (como en el caso de la duela del hígado, *Fasciola hepatica*). Se conocen algunas especies con aparato digestivo completo (Stunkard, 1931).

Los nutrientes parcial o totalmente digeridos que rodean a los parásitos llegan a los ciegos a través de la boca y del esófago, y son distribuidos a los diferentes tejidos del cuerpo por difusión a través de la pared del ciego. Ciertos nutrientes, como los aminoácidos y los azúcares, pueden absorberse también a través de la pared del cuerpo. El caso extremo de adaptación a la vida parásita se encuentra en los cestodos, que carecen completamente de aparato digestivo y que absorben todos sus alimentos a través de la pared del cuerpo.

* El término **ventosa**, aunque muy utilizado, no es el más descriptivo. El término **acetábulo**, en sentido amplio, es posiblemente más correcto, ya que estas estructuras de fijación actúan pellizcando tanto como absorbiendo.

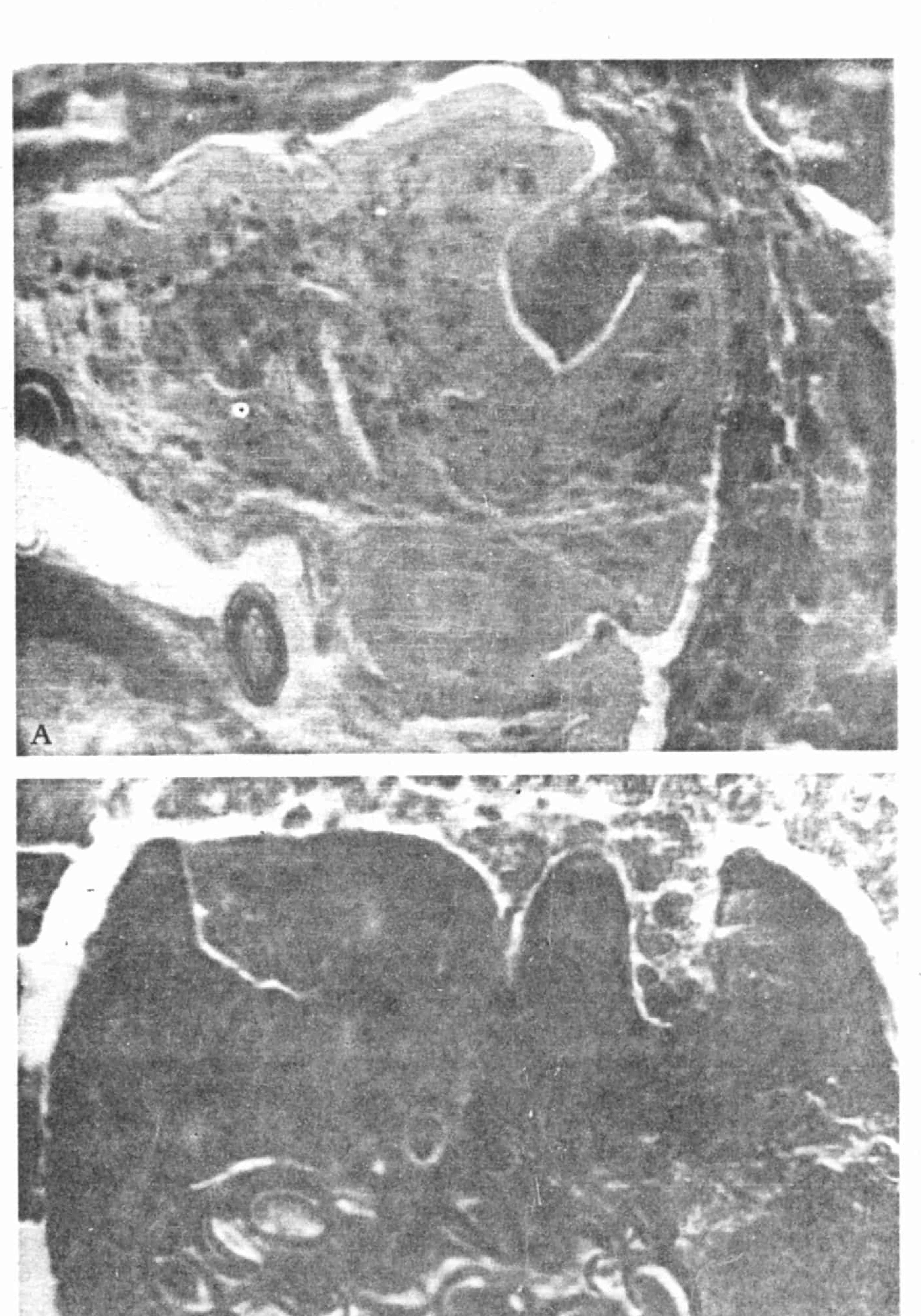


Fig. 10.4. Función de las ventosas de los trematodos. A. Fotomicrografía que muestra la ventosa oral de *Hasstilesia tricolor* fijada a la mucosa intestinal del conejo hospedador. **B.** Fotomicrografía que muestra la ventosa oral y el acetábulo de *H. tricolor* fijados a la mucosa intestinal del conejo hospedador.

Pgs 328 y 329 Láminas.

COMPOSICION QUIMICA

La composición química de los platelmintos endoparásitos ha sido estudiada por varios investigadores.

Proteínas. Weinland y von Brand (1926) han constatado que en *Fasciola hepatica*, el 58 por 100 del peso seco es proteína; en *Fasciola gigantica*, el 67 por 100, y en *Paramphistomum explanatum*, el 53 por 100 (Goil, 1958). La proporción de proteína respecto al peso seco en diferentes especies es como sigue: 60 por 100 en *Dibothriocephalus* (= *Diphyllobothrium*) *latus* (Smorodintsev y Babesin, 1936), 36 por 100 en *Railletina cesticillus* (Reid, 1942), 33 por 100 en *Taeniarhynchus saginatus* (Smorodintsev y col., 1933), 30-36 por 100 en *Moniezia expansa* (Wardle, 1937; von Brand, 1933), 21 por 100 en *Cittotaenia perplexa* (Campbell, 1960), 32-33 por 100 en *Hymenolepis diminuta* (Goodchild y Vilar-Alvarez, 1962) y 45 por 100 en *Hydatigera taeniaeformis* (von Brand y Bowman, 1961).

En las formas larvarias, Hopkins (1950) ha demostrado que el 36 por 100 del peso seco de los plerocercoides de *Schistocephalus solidus* es proteína, y von Brand y Bowman (1961) han informado que en *Cysticercus fasciolaris* (larva de *Taenia taeniaeformis*) el 31 por 100 del peso seco es proteína.

Las distintas fracciones proteicas aisladas de los platelmintos incluyen albúminas, globulinas, albumosas, nucleoproteínas, queratina, elastina, reticulina y colágeno. Kent (1947), rompiendo estas fracciones, ha comprobado, en la tenia *Moniezia expansa*, que están compuestas por los aminoácidos: alanina, valina, leucina, isoleucina, ácido aspártico, ácido glutámico, arginina e histidina. El número de aminoácidos es pequeño comparado con el de los encontrados en protozoos. Sin embargo, Kent ha empleado métodos histoquímicos que pueden haber fallado en la detección de algún aminoácido.

Más recientemente, Robinson (1961) ha empleado cromatografía de papel para la identificación de los aminoácidos presentes en un hidrolizado ácido de adultos de *Schistosoma mansoni*, y ha detectado 18 distintos. Cheng (1963), empleando técnicas similares, ha identificado en los esporoquistes de los trematodos *Gorgodera amplicava* y *Glypthelmins quieta*, 15 y 19 aminoácidos ligados y 8 y 14 aminoácidos libres, respectivamente; mientras que en las cercarias librenadadoras de estas mismas especies ha detectado 15 y 18 aminoácidos ligados y 7 y 14 aminoácidos libres, respectivamente. Por otra parte, ha identificado 17 ligados y 13 libres en las redias del trematodo *Echinoparyphium* sp., y 17 ligados y 12 libres en la cercaria de este mismo trematodo (Tablas 10.1 y 10.2). En el mismo artículo, Cheng ha revisado los conocimientos acerca de la composición y utilización de los aminoácidos por las larvas de los trematodos.

Las proteínas encontradas en los platelmintos no forman parte del alimento utilizado, ya que los metazoos no almacenan proteínas per se, por lo que las proteínas pueden ser consideradas como parte integrante de la estructura de los tejidos de estos animales. Sin embargo, existen aminoácidos libres en los platelmintos, formando un conjunto que se utiliza constantemente en la síntesis de proteínas y en la producción de energía.

Debe destacarse que la presencia de proteínas y de sus constituyentes en los platelmintos tiene un gran interés desde un punto de vista inmunológico (véase capítulo 3), ya que los compuestos nitrogenados son antígenos muy activos.

Hidratos de carbono. El glucógeno es el hidrato de carbono que se almacena en mayor cantidad en el cuerpo de los gusanos planos, principalmente en el parénquima y en las ventosas musculares. En la duela del hígado y especies afines se ha detectado glucógeno en las glándulas vitelinas y en los huevos localizados en el útero. De forma similar, el glucógeno aparece en las glándulas vitelinas y en el esperma de la tenia *Hymenolepis diminuta*. Por otra parte, no se ha encontrado glucógeno en las glándulas vitelinas y en los huevos del trematodo *Schistosoma*. Además, Bueding y Kolesky (1950) y Robinson (1956) han informado que en *Schistosoma*, el contenido de glucógeno es menor en las hembras que en los machos.

La cantidad de glucógeno en el cuerpo de los platelmintos no varía con la estación, aunque hay pruebas que evidencian que el estado fisiológico del hospedador ejerce una profunda influencia en el contenido de glucógeno del parásito. Por ejemplo, el ayuno en pollos reduce enormemente el contenido en glucógeno de su tenia intestinal *Raillietina cesticillus* (Reid, 1942) y, de forma similar, el ayuno en ratas reduce la cantidad de glucógeno almacenado en su tenia intestinal *Hymenolepis diminuta* (Read, 1949; Goodchild, 1961). Los porcentajes de glucógeno referidos a peso seco y húmedo en los platelmintos se recogen en la Tabla 10.3.

Como en el caso de las proteínas, la presencia de ciertos polisacáridos, especialmente polisacáridos complejos, tiene importancia inmunológi-

Tabla 10.3. *Cantidades de glucógeno en algunos platelmintos expresadas en porcentajes respecto al peso fresco y seco de los gusanos completos*[a]

	PORCENTAJE DE GLUCOGENO			INFLUENCIA DE CANTIDADES SIGNIFICATIVAS DE O_2
	PESO FRESCO	PESO SECO	HABITAT	
Trematodos				
Schistosoma mansoni	—	14-29 ♂ 3-5 ♀	Torrente sanguíneo	Sí
Fasciola hepatica	3,1; 3,7	15; 21	Conductos biliares	No
Cestodos				
Dibothriocephalus latus	1,9	20	Intestino	No
Railletina nodulosus	—	14	Intestino	No
Moniezia expansa	2,7; 3,2	24; 32	Intestino	No
Taenia solium	2,2	25	Intestino	No
Taeniarhynchus saginatus	7,4	60	Intestino	No
Cysticercus fasciolaris	—	28	Hígado	?

[a] Datos de von Brand, 1952.

ca, ya que estas moléculas son antigénicas. Tales fracciones se han aislado reiteradamente de diferentes platelmintos. Por ejemplo, Maekawa y col. (1954) han purificado y cristalizado una sustancia antigénica de *Fasciola hepatica* que está compuesta fundamentalmente de proteína, pero que también contiene hidratos de carbono.

Lípidos. Tötterman y Kirk (1939) han comprobado que el 1,6 por 100 del peso fresco de la tenia *Dibothriocephalus latus* es lípido, y von Brand (1933) y Smorodintsev y Babesin (1936) han demostrado que los lípidos representan el 3,4, 1,3 y 1,4 por 100 del peso fresco de *Moniezia expansa, M. denticulata* y *Taenia solium*, respectivamente, y el 30,1 y el 16,2 por 100 del peso seco de *M. expansa* y *M. denticulata*, respectivamente.

Flury y Leeb (1926) y Weinland y von Brand (1926) han constatado que el 1,9-2,4 por 100 del peso fresco y el 12,2-13,3 por 100 del peso seco de la duela del hígado, *Fasciola hepatica*, son lípidos.

El fraccionamiento de estos lípidos ha producido: fosfolípidos, material insaponificable, ácidos grasos saturados, ácidos grasos insaturados, hidroxiácidos grasos y glicerina. Se han llevado a cabo estudios con objeto de identificar las grasas presentes en los platelmintos. Por ejemplo, von Brand (1933) ha comprobado la existencia de ácidos grasos tanto de 16 como 18 átomos de carbono en *Fasciola hepatica*, y Cmelik y Bartl (1956) han constatado lo mismo en *Tdeniarhynchus saginatus.* No todos los lípidos presentes en los platelmintos forman parte de los nutrientes almacenados. Algunos de estos lípidos son productos excretorios a punto de ser expulsados.

Los interesados en la composición química de los platelmintos deben consultar el autorizado tratado de von Brand (1966).

Sustancias inorgánicas. Además de proteínas, hidratos de carbono y lípidos, existen en los platelmintos ciertas sustancias inorgánicas. Por ejemplo, Weiland y von Brand (1926) han demostrado que las sustancias inorgánicas representan el 1,14 por 100 del peso fresco de *Fasciola hepatica* y el 4,9 por 100 del peso seco. De forma similar, el 0,43 por 100 del peso fresco y el 4,8 del peso seco de la tenia *Dibothriocephalus latus* corresponde a materiales inorgánicos (Smorodintsev y Babesin, 1936). Asimismo, el 1,85 y el 5,8 por 100 de los pesos fresco y seco de *Raillietina cesticillus,* el 1,11-1,4 por 100 y el 9,3-10,5 por 100 de los pesos fresco y seco de *Moniezia expansa* y el 1,85 y el 5,8 por 100 de los pesos fresco y seco de los plerocercoides de *Schistocephalus solidus* es material inorgánico. Estos tres últimos son cestodos.

Por lo que sabemos, resulta evidente que los cestodos poseen mayor cantidad de sustancias inorgánicas que los trematodos; esto puede explicarse por la acumulación de corpúsculos calcáreos en el parénquima de los cestodos. Estos corpúsculos están formados por bases orgánicas junto con sustancias inorgánicas. En los tejidos del cuerpo de la larva del cestodo *Hydatigera*

taeniaeformis (= *Cysticercus fasciolaris*), los materiales inorgánicos hallados han sido potasio, magnesio, fosfato cálcico y sulfato (Salisbury y Anderson (1939) y CaO, MgO, P_2O_5 y CO_2 en los corpúsculos calcáreos del cestodo *Taenia marginata* (von Brand, 1933). Se ha encontrado hierro, en muy pequeñas cantidades, en el epitelio intestinal del macho de *Schistosoma japonicum* y en *Paragonimus ringeri*, ambos trematodos. Se cree que las trazas de hierro encontradas son consecuencia de la rotura de la hemoglobina del hospedador. Dawes (1954) ha informado que en *Fasciola hepatica* se encontraron ClNa, ClK, Cl_2Ca, SO_4Mg, PO_4HNa_2 y CO_3HNa. Estos mismos compuestos inorgánicos, excepto PO_4HNa_2, y añadiendo PO_4H_2Na y acetato sódico parecen estar presentes en *Schistosoma mansoni* (Senft y Senft, 1932).

En los líquidos del cuerpo de los helmintos, especialmente en los fluidos quísticos de las tenias *Cysticercus tenuicollis* y *Echinococcus granulosus*, se ha encontrado potasio, sodio, magnesio, calcio, cloro, azufre, hierro, fósforo y silicio.

HOSPEDADORES DE LOS PLATELMINTOS

El número de hospedadores requeridos por los platelmintos parásitos para completar sus ciclos evolutivos varía. Entre los Digenea, siempre hay uno o más hospedadores intermediarios. Los Monogenea no requieren hospedador intermediario. En los Cestoidea el número varía desde uno a muchos. El número de hospedadores requeridos por los parásitos puede ser utilizado como herramienta auxiliar en la determinación de las relaciones filogenéticas existentes entre estos animales.

Todos los parasitólogos coinciden en opinar que los platelmintos parásitos proceden de un antecesor de vida libre, probablemente un turbelario primitivo. Partiendo de esta suposición, parece lógico pensar que algunos gusanos planos primitivos de vida libre se adaptaron al ectoparasitismo y, al igual que los modernos Monogenea, no necesitaban hospedador intermediario. Los endoparásitos, especialmente los que habitan en el intestino del hospedador, pudieron llegar a serlo mediante ingestión accidental. Algunos de estos gusanos sobrevivieron y penetraron en los tejidos y órganos anejos al aparato digestivo. Aquellos que hallaron localizaciones apropiadas sobrevivieron.

La utilización de hospedadores intermediarios, necesaria para el transporte y para alguna fase del desarrollo del parásito, puede considerarse como una adquisición posterior. Por otra parte, los hospedadores intermediarios pueden haber sido los hospedadores definitivos originales. El problema, sin embargo, no es tan fácil de resolver. También es concebible que los parásitos con más de un hospedador intermediario pueden perder gradualmente su dependencia de los distintos hospedadores, reduciendo así el número de hospedadores intermediarios o incluso renunciando a todos ellos. Estos dos conceptos, aparentemente opuestos, se comentan en la página 38.

Los modelos de ciclo evolutivo de los platelmintos se estudian en los siguientes capítulos. Sin embargo, cabe mencionar que, aunque los trematodos y las tenias, en sus formas adultas, se localizan en los vertebrados, las formas larvarias se encuentran generalmente en invertebrados. Las excepciones a esta regla se presentan entre algunos trematodos aspidobótridos y en turbelarios parásitos, que se sabe que parasitan diferentes invertebrados.

CLASIFICACION

El filum Platyhelminthes incluye tres clases: Turbellaria, esencialmente de vida libre; Trematoda y Cestoidea, ambas parásitas.

La división de estas clases es como sigue:

Clase Turbellaria
  Orden Acoela
  Orden Catenulida (Notandropora)*
  Orden Macrostomida (Opisthandropora)*
  Orden Neorhabdocoela (Lacithophora)*

* Los órdenes Catenulida, Macrostomida y Neorhabdocoela de los turbelarios se consideraban antes un solo orden, Rhabdocoela, y por ello aún se les denomina frecuentemente "rabdocoélidos". Para un comentario detallado sobre este cambio taxonómico véase Scheer y Jones (1968).

Orden Proplicastomata (Archoophora)**
Orden Lecithoepitheliata**
Orden Holocoela (Cumulata)**
Orden Seriata**
Orden Tricladida
Orden Polycladida

Clase Trematoda
Orden Aspidobothrea***
Orden Monogenea
Orden Digenea

Clase Cestoidea
Subclase Cestoda
Orden Proteocephala
Orden Tetraphyllidea
Orden Diphyllidea
Orden Lecanicephalea
Orden Trypanorhyncha
Orden Cyclophyllidea
Orden Aporidea
Orden Nippotaeniidea
Orden Caryophyllidea
Orden Spathebothridea
Orden Pseudophyllidea
Subclase Cestodaria
Orden Amphilinidea
Orden Gyrocotylidea

En las respectivas secciones se estudiarán con detalle los distintos taxones.

TURBELARIOS SIMBIOTICOS

Los turbelarios son, fundamentalmente, organismos de vida libre. La mayoría viven en aguas dulces y saladas, aunque algunos ocupan nichos terrestres húmedos. No existe aún un acuerdo total sobre el número de órdenes que forman parte de los turbelarios. Según Scheer y Jones (1968), se pueden reconocer diez órdenes, que ya hemos esquematizado en la sección anterior.

Todos los miembros del pequeño suborden Temnocephalida, pertenecientes al orden Neorhabdocoela, son simbióticos. Estos turbelarios se caracterizan por la ausencia de cilios o por una escasa presencia de los mismos; poseen tentáculos, un único poro genital, uno o dos discos adhesivos en el extremo posterior del cuerpo y una faringe bulbosa.

Además de los temnocefálidos, algunos componentes de otro suborden del orden Neorhabdocoela, los lecitóforos, son simbióticos. Los lecitóforos se caracterizan por su faringe bulbosa, por los pares de protonefridios y por los poros genitales ventrales.

Casi todos los componentes de los órdenes Proplicastomata, Lecithoepitheliata, Holocoela y Seriata (anteriormente agrupados bajo la denominación Alloeocoela) son marinos, a excepción de algunos que habitan en aguas dulces. Entre las especies marinas existen algunas que son simbióticas. Estos pequeños turbelarios pueden ser identificados por su pequeña faringe, bulbosa o plegada, sus numerosos testículos, su aparato digestivo, que puede tener cortos divertículos, sus pares de protonefridios que a menudo incluyen más de una rama principal y poro excretor, y por su papila del pene.

Entre los miembros marinos del orden Tricladida se conocen algunas especies simbióticas. Estos turbelarios, anchos y alargados, poseen una faringe plegada que se dirige posteriormente. El tracto intestinal se caracteriza por estar dividido en tres ramificaciones con muchos divertículos, una de las cuales se dirige anteriormente y las otras dos en sentido posterior. Tienen un par de ovarios y de dos a muchos testículos, así como papila del pene y un solo poro genital.

Algunos miembros del orden Polycladida están asociados permanente o temporalmente con otros animales. Estos gusanos son de gran tamaño, están notablemente aplanados, poseen un aparato digestivo que incluye un gran número de divertículos irregularmente ramificados que se dirigen hacia la periferia del cuerpo. Asimismo, tienen numerosas manchas oculares.

Jennings (1971) ha aportado una excelente revisión de los turbelarios parásitos y comensales, por lo que recomendamos encarecidamente su artículo.

** Los órdenes Proplicastomata, Lecithoepitheliata, Holocoela y Seriata de los turbelarios se consideraban antes un solo orden, Alloeocoela, y todavía se les llama normalmente "allocoélidos". Para una detallada discusión acerca de este cambio taxonómico véase Scheer y Jones (1968). Nótese que en el capítulo 1 se utilizan todavía los antiguos nombres de rabdocoélidos y allocoélidos.

*** Es de destacar que Stunkard (1962, 1963), siguiendo la interpretación sistemática de Burmeister en 1856, considera que el orden Aspidobothrea, juntamente con el orden Digenea, son subordinados de la subclase Malacobothridia, y asigna a los llamados monogenéticos a una subclase aparte: los Pectobothridia. Tanto los malacobotridios como los pectobotridios están incluidos en la clase Trematoda.

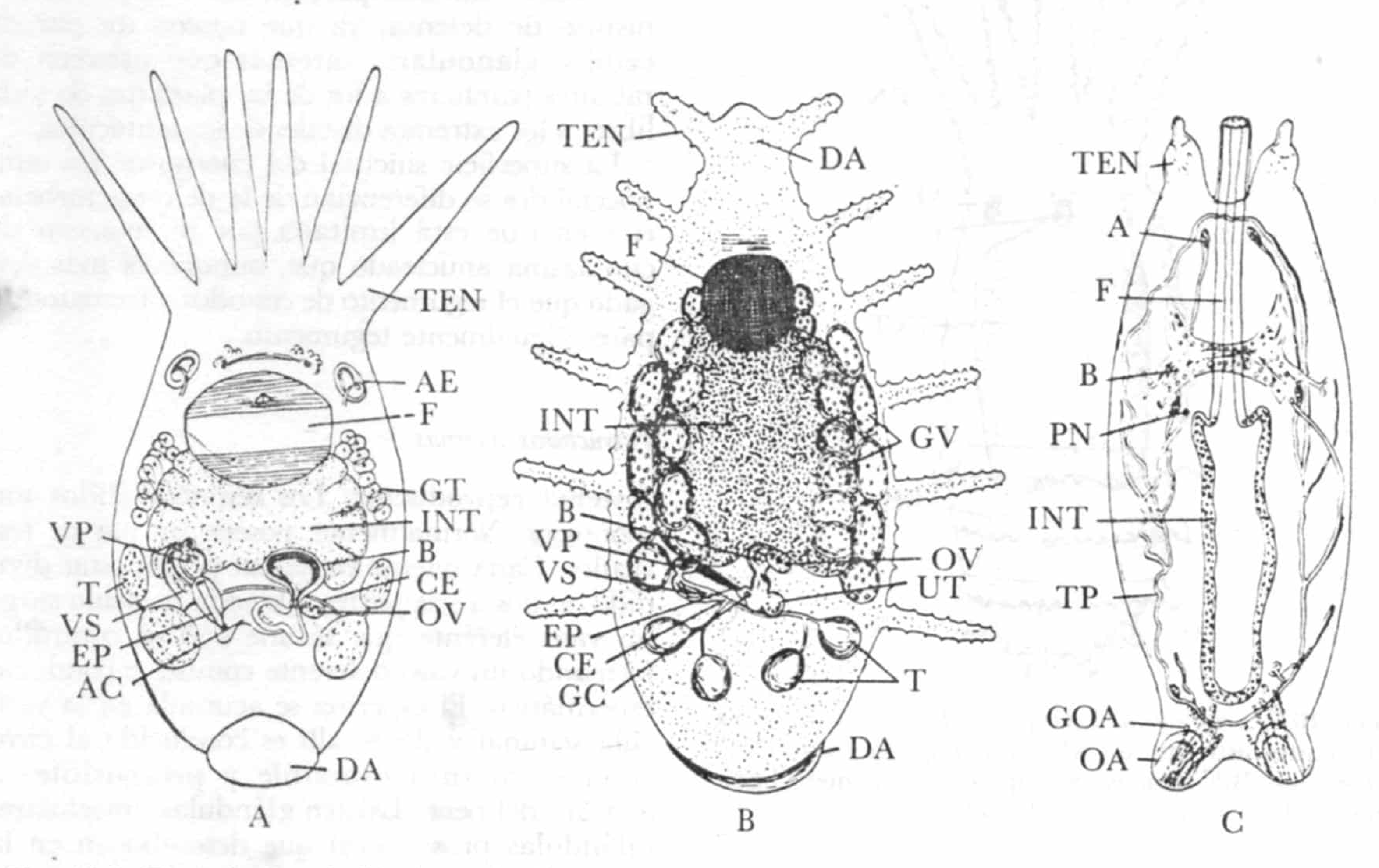


Fig. 10.5. Turbelarios simbióticos. A. *Temnocephala.* (Según Haswell, 1893.) **B.** *Actinodactylella.* (Según Haswell, 1893.) **C.** *Caridinicola.* (Según Plate, 1914.) A, atrocito; DA, disco adhesivo; OA, orificio adhesivo; B, bursa; AC, atrio común; GC, gonoporo común; AE, ampolla excretora; GOA, glándula del orificio adhesivo; INT, intestino; PN, poro nefridial; OV, ovario; F, faringe; EP, estilete del pene; TP, túbulos protonefridiales; VP, vesícula prostática; CE, conducto espermático; VS, vesícula seminal; T, testículo; TEN, tentáculo; GT, glándulas de los tentáculos; UT, útero; GV, glándulas vitelinas.

ORDEN NEORHABDOCOELA

Suborden Temnocephalida

Los miembros del suborden Temnocephalida son todos ectocomensales de animales de agua dulce, principalmente de cangrejos de río, camarones, isópodos y otros crustáceos, y, con menos frecuencia, de caracoles y tortugas. Estos turbelarios se fijan a las superficies externas y cámaras branquiales de sus hospedadores. La relación entre el hospedador y el simbionte parece ser de tipo comensal, ya que éste se alimenta de pequeños animales y de diatomeas que forman parte de la dieta del hospedador. Por ejemplo, en *Temnocephala brenesi,* un ectocomensal de las branquias del camarón de agua dulce *Macrobrachium americanum,* Jennings (1968a,b) ha constatado que el gusano se alimenta de protozoos, rotíferos, pequeños anélidos, crustáceos y desechos alimenticios del hospedador. Sólo una especie, *Scutariella didactyla,* encontrada en camarones de Montenegro, parece que se alimenta de los líquidos corporales de su hospedador, por lo que puede considerarse parásita.

Aunque los temnocefálidos no suelen abandonar a sus hospedadores, los experimentos llevados a cabo demuestran que algunas especies pueden vivir durante algún tiempo separadas de sus hospedadores, mientras que otras mueren rápidamente. Así pues, y especialmente en el último caso, debe existir algún tipo de dependencia fisiológica.

Geográficamente, estos simbiontes se encuentran limitados a las zonas tropicales y subtropicales, y a ciertas zonas templadas. Se les encuentra frecuentemente en América del Sur, Australia y Nueva Zelanda. Se han localizado especies en la península Balcánica, India, América central e islas del sur del Pacífico.

Morfología

Los turbelarios temnocefálidos son organismos pequeños y aplanados que miden 0,3-2 mm de

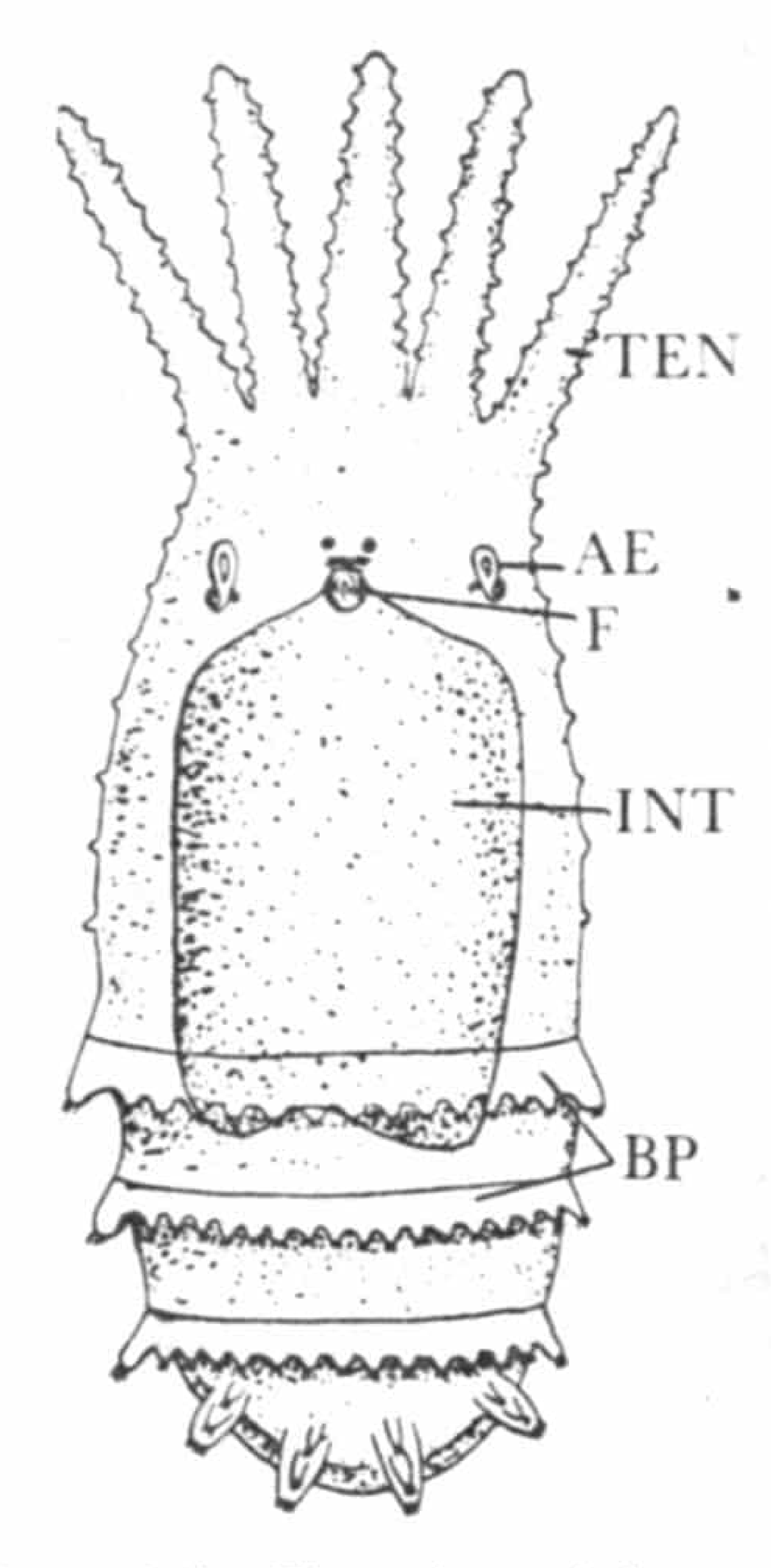


Fig. 10.6. *Craspedella*. Ejemplar adulto que muestra diferentes estructuras. AE, ampolla excretora; INT, intestino; BP, bandas de papilas; F, faringe; TEN, tentáculo. (Según Haswell, 1893.)

longitud. Generalmente son incoloros, y algunas veces transparentes. La superficie del cuerpo tiene estructuras que suponen adaptaciones al tipo de vida simbiótica; estas proyecciones del cuerpo se encuentran en todas las especies conocidas. Por ejemplo, en *Temnocephala* hay seis prominentes tentáculos que se dirigen anteriormente, en *Actinodactylella* hay doce tentáculos distribuidos a lo largo del cuerpo, y en *Caridinicola, Monodiscus* y otros géneros hay sólo dos tentáculos cortos y gordezuelos (Fig. 10.5). Sólo las especies del género *Didymorchis* carecen de tentáculos. En otros, como *Craspedella* (Fig. 10.6), además de tentáculos, existen papilas en la región posterior dorsal.

Además de los bien visibles tentáculos, casi todos los temnocefálidos tienen un disco adhesivo situado posteriormente. *Caridinicola* carece de disco adhesivo, pero en su lugar hay un par de orificios adhesivos (Fig. 10.7). En otros géneros existe también un disco adhesivo anterior. Los discos adhesivos de los temnocefálidos no son estructuras tan especializadas como las ventosas de los trematodos; alternando su fijación entre los tentáculos y los discos adhesivos, los temnocefálidos son capaces de desplazarse sobre sus hospedadores.

Aparte de su función locomotora, los tentáculos pueden actuar también como órganos táctiles y contribuir a la captura de presas. Además, los tentáculos también parecen servir como mecanismos de defensa, ya que poseen un par de células glandulares internas que proveen de rabdites (similares a los de las planarias de vida libre) a los extremos distales de los tentáculos.

La superficie sincitial del cuerpo de los temnocefálidos se diferencian de la de otros turbelarios en que está limitada por un margen de citoplasma anucleado que, aunque es más delgado que el tegumento de cestodos y trematodos, parece igualmente tegumento.

Estructuras internas

Sistema reproductor. Los temnocefálidos son monoicos. Normalmente, poseen un par de testículos. Cada miembro del par puede estar dividido en dos a seis partes. De cada testículo surge un vaso eferente que se une con su contrario, formando un vaso deferente común, o conducto espermático. El esperma se acumula en la vesícula seminal y desde allí es conducido al cirro (una estructura eversible y protrusible) o aparato del pene. Existen glándulas unicelulares (glándulas prostáticas), que desembocan en la base del pene o en la vesícula prostática, que a su vez se comunica con el extremo terminal del aparato reproductor masculino.

El sistema reproductor femenino está constituido por un único ovario, del que surge el oviducto. El material procedente del par de glándulas vitelinas descarga en el tracto femenino. Estas glándulas están subdivididas en algunas especies, y en otras ramificadas, formando una red anastomosada. Más allá del punto don-

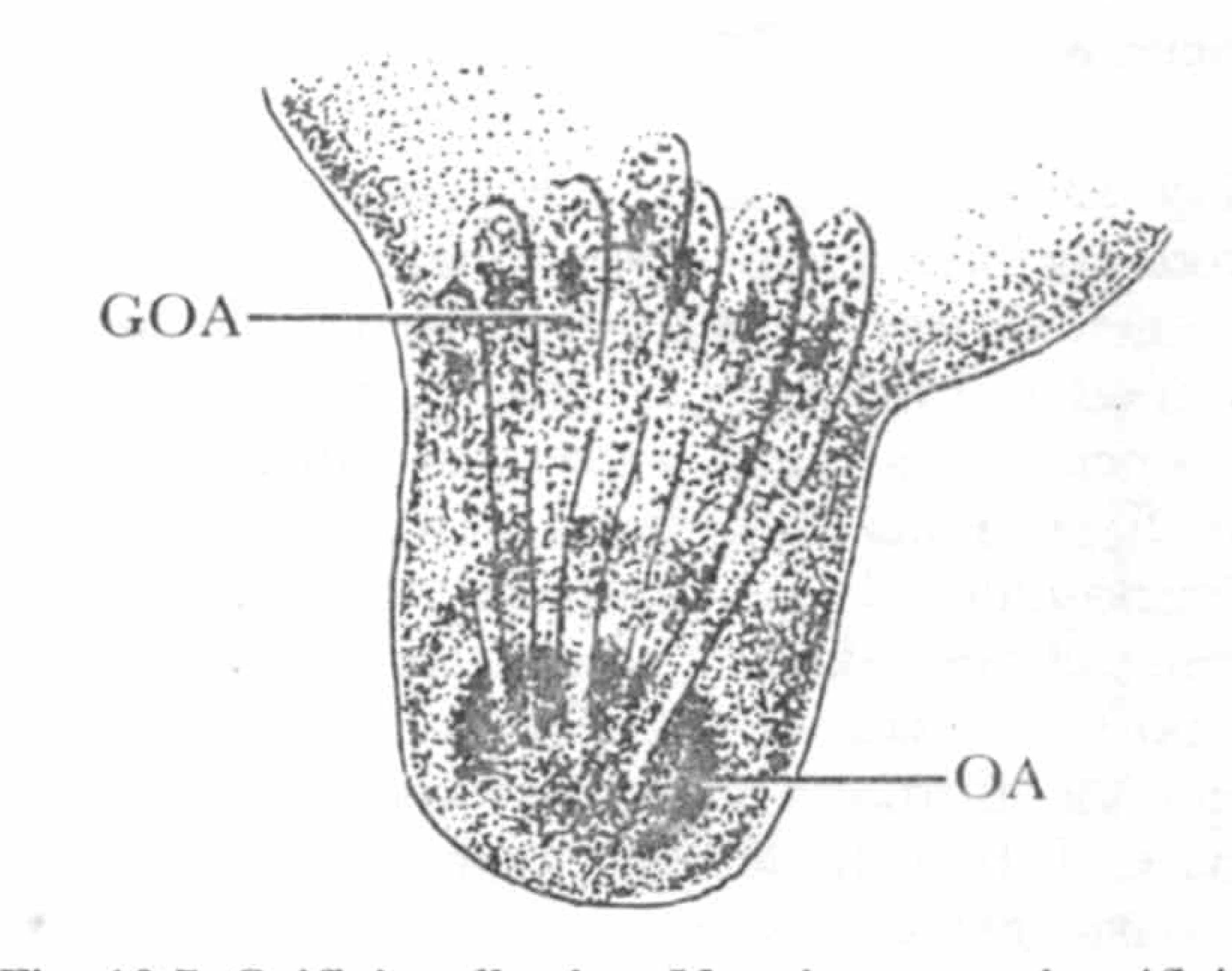


Fig. 10.7. Orificio adhesivo. Uno de un par de orificios adhesivos situados en el extremo posterior de *Caridinicola*. OA, orificio adhesivo; GOA, glándulas del orificio adhesivo.

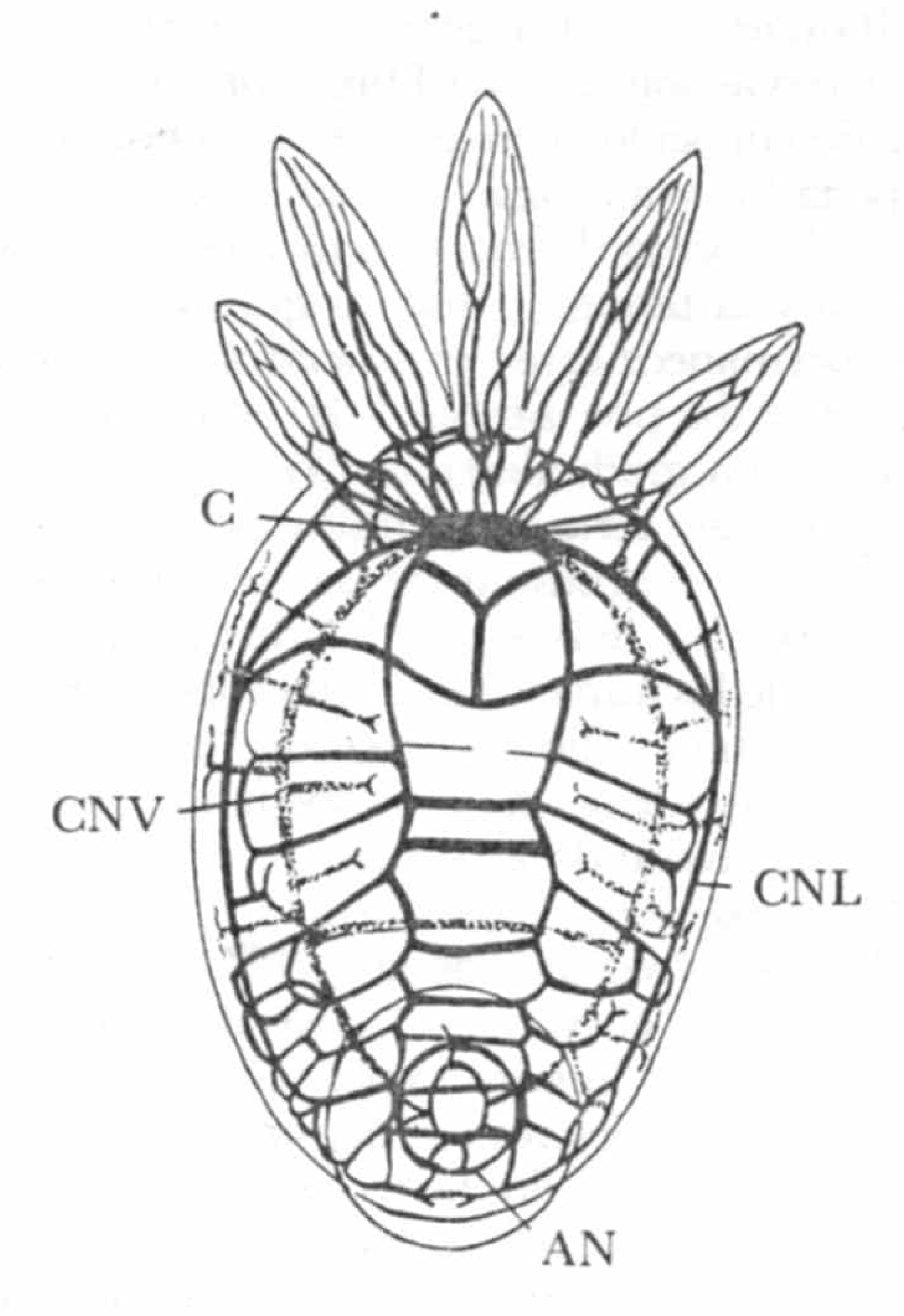


Fig. 10.8. Cerebro de *Temnocephala.* Dibujo que muestra la posición del cerebro y de los principales cordones nerviosos. C, cerebro; CNL, cordón nervioso lateral; AN, anillo nervioso en el disco adhesivo; CNV, cordón nervioso ventral. (Según Merton, 1913.)

de desembocan las glándulas vitelinas, el aparato digestivo se ensancha para formar la bursa seminal, que es muy activa en la digestión y absorción del exceso de vitelo.

En algunas especies hay uno o más receptáculos seminales. El útero, que conduce a los zigotos lejos de la bursa seminal, tiene unas paredes espesas en las que se localizan células secretoras que producen los materiales que rodean al zigoto y vitelo al formarse la cápsula. El útero desemboca en el atrio, donde también se halla el extremo terminal del aparato reproductor masculino. La abertura mediante la cual el atrio se comunica con el exterior es el gonoporo o poro genital.

Aparato digestivo. El aparato digestivo de los temnocefálidos es incompleto. La boca está situada medioventralmente, cerca del extremo anterior del cuerpo, y se comunica con la faringe que, a su vez, lo hace con el saco ciego intestinal.

Jennings (1968b) ha llevado a cabo una extensa revisión de los datos sobre los procesos de ingestión y digestión de los turbelarios, temnocefálidos incluidos. Resumiendo, mientras están fijados a sus hospedadores, muchas especies de temnocefálidos capturan presas planctónicas y fragmentos del alimento de sus hospedadores, empleando los tentáculos dirigidos anteriormente. El gusano se enrosca ventralmente para llevar el alimento hacia la boca, situada medioventralmente. Durante la ingestión, la faringe ejerce una considerable presión sobre el alimento para macerarlo. El revestimiento gastrodérmico del ciego intestinal posee células glandulares en forma de maza y células fagocíticas. Las investigaciones histoquímicas han revelado que las células glandulares contienen una endopeptidasa que es descargada en el lumen. Por medio de esta enzima, las partículas de alimento ingeridas y ya parcialmente fragmentadas se desintegran aún más, pero la digestión es incompleta. Eventualmente, el alimento parcialmente digerido es fagocitado, y es en el interior de las células fagocíticas donde se completa la digestión. Dentro de las vacuolas alimenticias de los fagocitos se han encontrado endopeptidasa, aminopeptidasa (una exopeptidasa) y fosfatasa alcalina.

Sistema nervioso. El sistema nervioso está constituido por un ganglio cefálico o cerebro, situado cerca de la faringe (Fig. 10.8). De este centro nervioso surgen una serie de cordones nerviosos, formando redes subepidérmicas y submusculares. Estas últimas contienen un gran número de nervios sensitivos que se extienden desde los tentáculos al cerebro, así como tres pares de cordones nerviosos longitudinales con conexiones transversales.

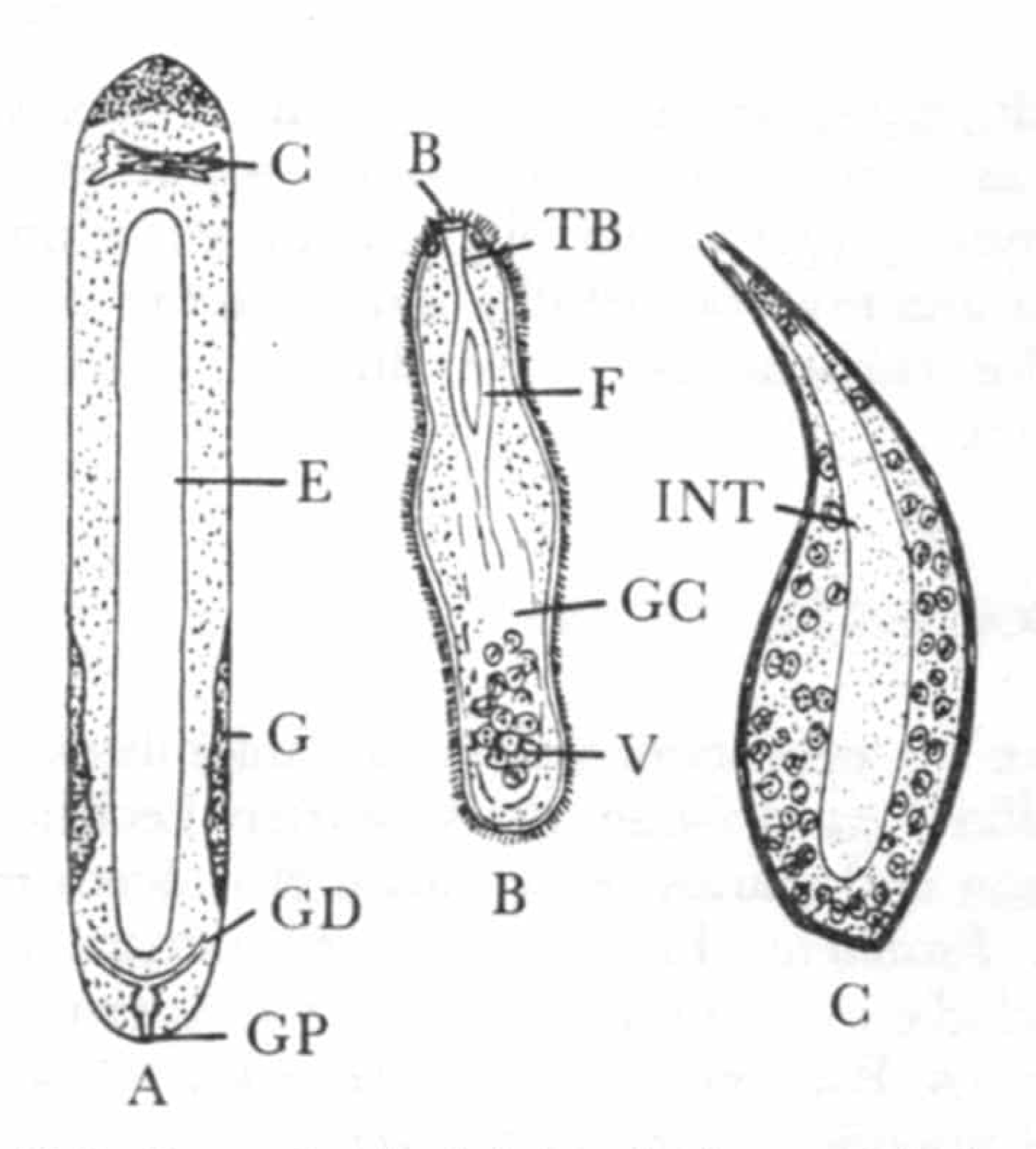


Fig. 10.9. *Fecampia.* **A.** Adulto sin boca ni faringe. **B.** Estado juvenil con aparato digestivo y manchas oculares. **C.** Adulto segregando la cápsula, que contiene numerosos racimos de huevos y de células vitelínicas. C, cerebro; TB, tubo bucal; G, gónada hermafrodita; GD, gonoducto; GP, gonoporo común; INT, intestino; B, boca; F, faringe; E, espacio; GC, gusano en el interior de la cápsula; V, vitelo en el intestino. (Según Caullery y Mesnil, 1903.)

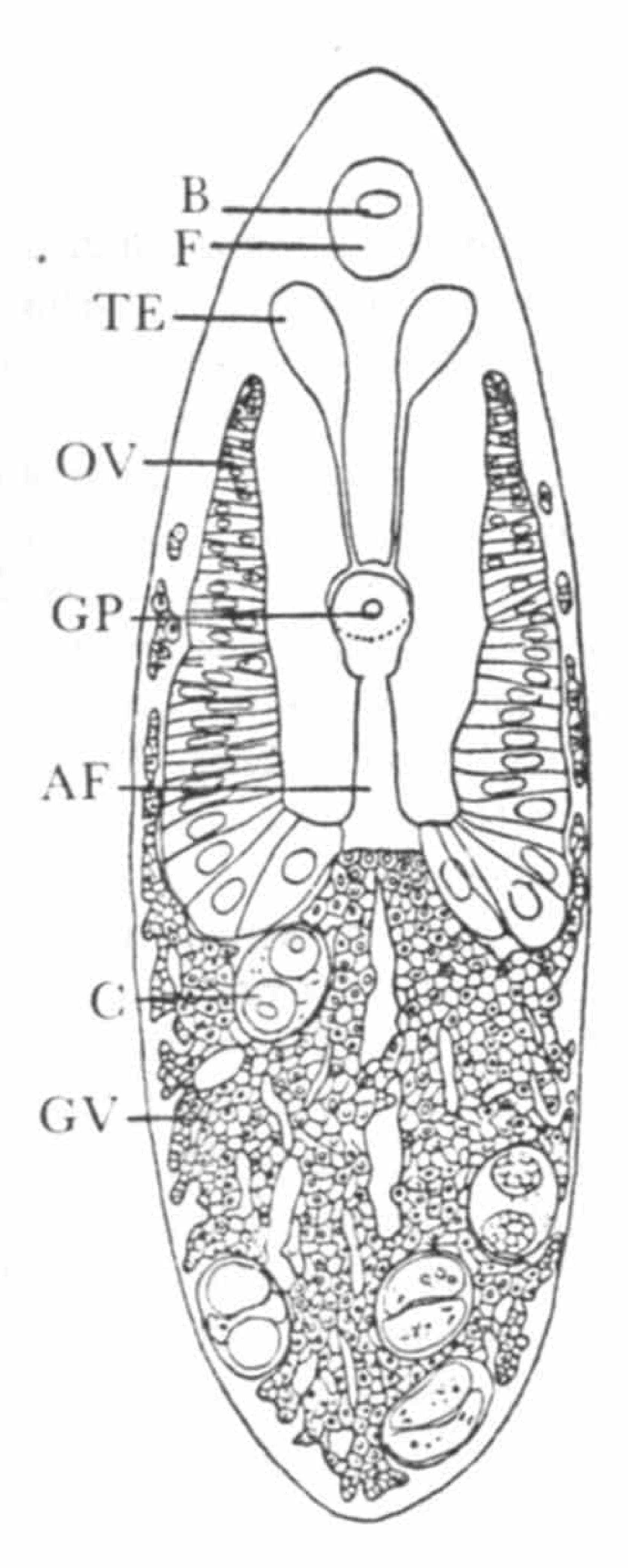


Fig. 10.10. *Paravortex*. Adulto de *P. gemellipara*, parásito del mejillón *Modiolus*. C, cápsula con dos embriones; AF, atrio (o antro) femenino; GP, gonoporo común; B, boca; OV, ovario; F, faringe; TE, testículo; GV, glándulas vitelinas. (Según Ball, 1916.)

Muchas especies poseen un par de ojos. Cada ojo es doble, con una célula retinal en cada extremo y una célula pigmentada entre ambos. Para una revisión detallada del sistema nervioso de los turbelarios, véase Bullock y Horridge (1965).

SUBORDEN LECITHOPHORA

Entre los neorabdocoélidos, los miembros de la familia Fecampiidae, del suborden Lecithophora, son endoparásitos de varios crustáceos marinos. *Fecampia* (Fig. 10.9) se encuentra en la cavidad corporal (hemocele) de varios crustáceos marinos. Por ejemplo, *F. xanthocephala* se localiza en el isópodo marino *Idotea neglecta*. *Fecampia* es el único turbelario parásito conocido que posee un estado larvario de vida libre que es, morfológicamente, distinto del adulto.

Ciclo vital de Fecampia. La larva de *Fecampia* posee boca, ojos, tubo bucal, faringe e intestino. En el extremo posterior del cuerpo se encuentran las llamadas células germinales embrionarias. Estas larvas son de vida libre. Por algún medio, aún desconocido, penetran en el hemocele del hospedador y alcanzan la madurez sexual. Durante el proceso de maduración, la larva pierde la boca y la faringe, mientras que el ciego intestinal permanece como una hendidura longitudinal cerrada por ambos extremos. Los ojos desaparecen gradualmente. Después de la realización de esta serie de cambios morfológicos, las estructuras reproductoras se desarrollan y el cuerpo se hace más opaco debido al aumento de tamaño de las numerosas células subepidérmicas. El adulto tiene cilios, al igual que la larva.

El adulto abandona el hospedador, probablemente, atravesando algún área poco quitinizada de su exoesqueleto y cae al fondo del mar. Mediante las secreciones de las células glandulares subepiteliales, el parásito forma un capullo piriforme, en cuyo interior deposita los huevos. Los huevos están rodeados por cápsulas, cada una de las cuales envuelve dos huevos y muchos glóbulos vitelínicos (Fig. 10.9). Después de llevar a cabo la oviposición, el adulto se desintegra poco a poco.

Se conocen varias especies de *Fecampia*. *F. erythrocephala* se localiza en los cangrejos ermitaños, y *F. spiralis* en isópodos del Antártico. Excepto *F. spiralis*, todas las especies se han encontrado únicamente en las costas europeas.

OTROS TURBELARIOS SIMBIOTICOS

Se ha informado de varias otras especies de turbelarios que son simbióticas sobre o en animales marinos. En todos los casos, sin embargo, existen pocas diferencias morfológicas entre las formas simbióticas y las de vida libre. La diferencia mayor radica en que las especies endosimbióticas carecen de rabdites o, si los poseen, están restringidos a ciertas partes del cuerpo. Este hecho puede ser interpretado como una adaptación a la endosimbiosis, ya que los turbelarios de vida libre utilizan los rabdites como arma defensiva u ofensiva. Las especies endosimbióticas, a consecuencia del continuo contacto con la fuente de alimento, y al estar libres de predadores, han perdido, parcial o totalmente, sus rabdites.

Se han encontrado turbelarios parásitos en equinodermos, moluscos marinos y en la taraza *Teredo*. *Paravortex gemellipara* vive en el mejillón *Modiolus* de la costa de Nueva Inglaterra (Fig. 10.10). *Paravortex cardii*, en el ovario del bivalvo *Cardium edule*; *Oekiocolax plagiostomorum*, en el parénquima del turbelario marino *Plagiostomum*,

en el que origina la castración parasitaria y *Graffilla*, en las vísceras de gasterópodos marinos y tarazas.

Entre ciertos turbelarios allocoélidos, esto es, pertenecientes a los órdenes Lecithoepitheliata, Holocoela y Seriata, existen algunos ectocomensales y ectoparásitos de invertebrados marinos. por ejemplo, ciertas especies de *Hypotrichina* se han encontrado en el crustáceo *Hebalia*, en el mar Mediterráneo. Entre los tricládidos, también algunas especies son ectocomensales o ectoparásitas. Por ejemplo, *Bdelloura* y *Syncoelidium pellucidum* se han encontrado en el cangrejo balloneta, *Limulus*.

Micropharynx, que se fija a la superficie del cuerpo de las rayas del hemisferio Norte, puede ser considerado como un verdadero parásito. Este tricládido se alimenta de las células epiteliales del hospedador. En esta especie existen diversas adaptaciones al parasitismo; así, la faringe es mucho más pequeña que en especies afines de vida libre, probablemente a causa de su tipo de nutrición, y el órgano de fijación subventral permite al gusano fijarse al hospedador.

Muchos policládidos se encuentran asociados, de forma más o menos permanente, con otros organismos. La naturaleza de estas asociaciones no se ha estudiado con detalle. Aunque los policládidos se encuentran en las conchas de moluscos marinos, alimentándose de mucus, detritus y pequeños organismos, la misma especie puede hacer vida libre. Así, su presencia en los moluscos es probable que sea accidental y no obligatoria. En algunos casos puede existir una verdadera relación ectocomensal.

Stylochus inimicus, *S. ellipticus* y *S. frontalis*, las llamadas "sanguijuelas" de las ostras, penetran a través de las conchas de éstas y destruyen el músculo abductor, abriendo así las valvas y accediendo al interior, donde se alimentan de las partes blandas de la ostra. Aún no se ha identificado la enzima segregada por los policládidos para horadar la concha de la ostra. Estos policládidos son considerados como predadores y originan graves daños en los viveros. Se sabe que las ostras intentan defenderse el ataque de *Stylochus*, emparedándolo con una capa de conchiolina segregada por el manto. Cheng (1967) ha llevado a cabo una revisión de la biología de los turbelarios policládidos.

El ya citado *Stylochus zebra* se encuentra en las conchas ocupadas por cangrejos ermitaños. Su relación con el cangrejo es desconocida.

Otras especies de policládidos están asociadas con invertebrados marinos. Parece ser que están en la frontera del parasitismo. *Euplana takewakii*, por ejemplo, se encuentra en la bursa genital de los ofiuroideos y *Hoploplana inquilina*, en la cavidad del manto de caracoles marinos.

Desde un punto de vista evolutivo, es interesante destacar que ciertos turbelarios modernos están comprometidos en relaciones simbióticas. Dado que los actuales trematodos y cestodos se cree que proceden de turbelarios antecesores que son también los progenitores de los actuales turbelarios, es importante saber que la capacidad de acceso a la ecto y endosimbiosis está aún presente en los turbelarios (véase capítulo 1).

CLASE TREMATODA

Todos los trematodos adultos son gusanos planos, parásitos y monozoicos. La clase se divide en tres órdenes —Aspidobothrea, Monogenea y Digenea—. Los trematodos aspidobótridos endoparásitos carecen de ventosa oral y poseen un enorme órgano de fijación ventral, el opisthaptor, que ocupa toda la superficie ventral del cuerpo y que está, normalmente, dividido en compartimentos. No existen estructuras adhesivas anteriores, ni garfios. El único poro nefridial (o poro excretor) se localiza posteriormente.

Los trematodos monogenéticos endo o ectoparásitos pueden, o no, tener ventosa oral, aunque si existe está poco desarrollada. En la parte posterior del cuerpo de estos trematodos existe un gran órgano de fijación, el opisthaptor, que está armado con garfios. Generalmente, tienen un par de estructuras adhesivas localizadas en el extremo anterior. Existen pares de poros excretores situados anterodorsalmente.

Todos los trematodos digenéticos endoparásitos poseen una ventosa oral bien desarrollada. En casi todas las especies existe una segunda ventosa que, al igual que la primera, carece de ganchos. Por lo general, existe un único poro excretor. A diferencia de los trematodos monogenéticos, que sólo tienen algunos grandes huevos en sus úteros, el útero de los trematodos digenéticos es largo y contiene numerosos huevos.

Todos los trematodos adultos son parásitos. Si existe alguna fase de vida libre durante su desarrollo larvario, es de corta duración. Por ejemplo, los oncomiracidios de los trematodos monogenéticos y los miracidios y cercarias de ciertos trematodos digenéticos son formas libres y nadadoras durante cortos períodos de tiempo, y estas larvas deben alcanzar el hospedador apro-

piado para que su desarrollo posterior pueda tener lugar.

ORDEN ASPIDOBOTHREA

Los aspidobótridos, llamados también aspidogástridos o aspidocotílidos, comprenden relativamente pocas especies de gusanos planos que han sido consideradas por algunos autores como integrantes de los órdenes Digenea y Monogenea. Sin embargo, Faust y Tang (1936) y Williams (1942) han preconizado el reconocimiento de los aspidobótridos como componentes de un grupo distinto. Esta interpretación ha sido ya ampliamente aceptada, pues aunque los aspidobótridos se asemejan sin duda a los miembros de los otros órdenes, son lo suficientemente diferentes como para identificarlos rápidamente*.

Los aspidobótridos son principalmente endoparásitos de vertebrados poiquilotermos e invertebrados, tanto de agua dulce como marina, pero aparecen fundamentalmente en moluscos (pelecípodos y gasterópodos). La especie más frecuente es *Aspidogaster conchicola,* que se localiza en almejas de agua dulce del género *Unio, Anodonta* y *Gonidea.* También se ha encontrado en caracoles del género *Viviparus* en Norteamérica, concretamente en la glándula digestiva. En algunas ocasiones se han detectado de 15 a 20 especímenes rodeando el corazón. Este parásito puede habitar en la cavidad renal, donde las células renales del hospedador responden mediante una metaplasia característica. Se conocen también algunos casos de aspidobótridos ectoparásitos.

Morfología

Los aspidobótridos son fácilmente reconocibles por su gran ventosa ventral, de forma ovalada, el opisthaptor, que cubre toda la superficie ventral del cuerpo. El opisthaptor es un órgano adhesivo de gran eficacia que permite al parásito fijarse al hospedador. Esta ventosa está, normalmente, subdividida por septos en dos o más hileras de depresiones longitudinales conocidas como alvéolos. El número y disposición de los alvéolos son características taxonómicas importantes.

El extremo anterior del cuerpo es afilado, y termina en una meseta en la que está situada la boca. La boca tiene forma de embudo, con el extremo más ancho dirigido hacia el exterior. Aunque carecen de ventosa oral, algunas especies, como *Aspidogaster conchicola* y *A. limacoides,* poseen una franja de músculos que rodean la boca, dando la apariencia de una ventosa oral rudimentaria.

La boca se comunica con una prefaringe (tubo bucal), que a su vez lo hace con una faringe muscular. Esta desemboca en un largo saco intestinal ciego que en la mayoría de las especies termina cerca del extremo posterior del cuerpo. El ciego está limitado por una capa de epitelio columnar que está rodeado exteriormente por dos capas musculares, una de ellas interna, dispuesta longitudinalmente, y una externa, orientada circularmente.

Sistemas reproductores

Los aspidobótridos son monoicos. El sistema reproductor se asemeja al de los trematodos digenéticos, pero el sistema masculino posee un único testículo, aunque se han encontrado dos en algunas especies. El testículo se localiza posteriormente y se comunica con la vesícula seminal mediante el vaso eferente. Los espermatozoos son expelidos del sistema a través del cirro, que es el órgano copulador. El cirro puede evaginarse, a través del atrio genital, hacia el exterior, por el poro genital ventral situado en el margen anterior del opisthaptor. En algunos géneros, como *Cotylaspis* y *Aspidogaster*, existe una bolsa cirral que rodea a la vesícula seminal y al cirro; en otros géneros, como *Lissemysia,* no existe esta estructura.

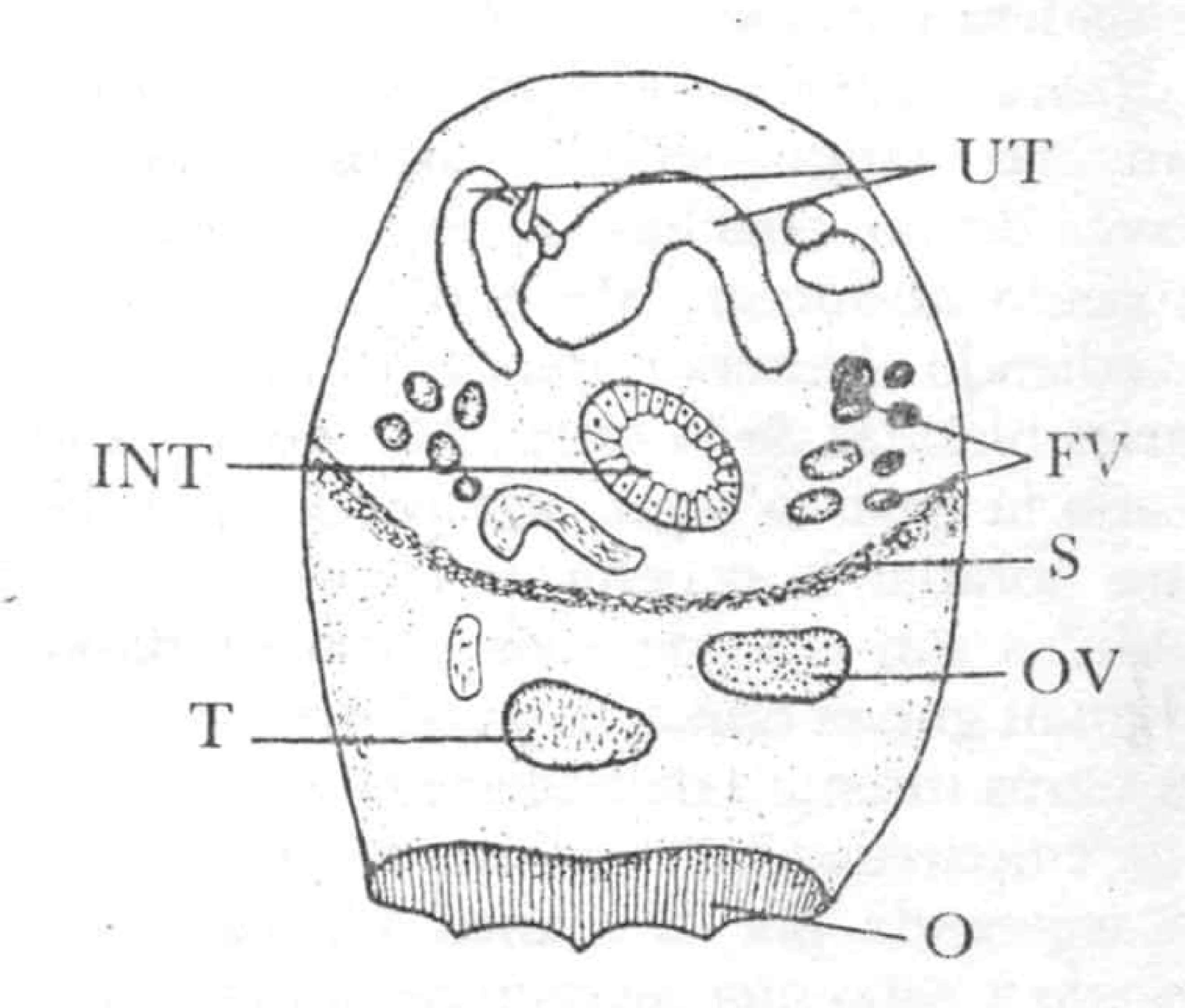


Fig. 10.11. Estructura de los aspidobótridos. Corte transversal de la región del testículo de *Aspidogaster conchicola,* que muestra el septo muscular. INT, intestino; O, opisthaptor; OV, ovario; S, septo; T, testículo; UT, útero; FV, folículos vitelinos. (Modificado de Stafford, 1896.)

* La opinión de Stunkard (1962, 1963) aparece en la nota del pie de la pág. 332.

El sistema femenino está formado por un único ovario situado en posición anterior respecto al testículo (o a los testículos) hacia la mitad del cuerpo. El ovario, al igual que en los trematodos monogenéticos, está plegado. Del ovario surge el oviducto, que penetra en el ootipo; este último es un ensanchamiento del oviducto y en él se forman los huevos.

Existen tres conductos conectados con el ootipo, o con la parte del oviducto próxima al ootipo: (1) el conducto vitelino, que desemboca en el ootipo y que se forma de la unión de los conductos vitelínicos izquierdo y derecho que, a su vez, proceden de las glándulas vitelinas; (2) el canal de Laurer, que sale del ootipo y que es un tubo largo que se dirige posteriormente y que termina en el parénquima, como tubo ciego, o que se comunica con la vesícula secretora, como en *Aspidogaster limacoides*; y (3) el útero, que comunica el ootipo con el atrio genital común.

El oviducto de los aspidobótridos es característico por estar limitado por un epitelio ciliado. Probablemente, el movimiento de los cilios facilita el paso de los óvulos al ootipo. Dawes (1946) cree que el canal de Laurer es un reservorio del exceso de material que interviene en la formación de la cáscara, previniendo la obturación del oviducto, conductos vitelínicos y útero por este material. Otra interpretación es que el canal es un vestigio de la vagina. Las glándulas vitelínicas están distribuidas en dos grupos laterales y su función es idéntica a la encontrada en otros trematodos y cestodos (pág. 489).

Tanto la autofecundación como la fecundación cruzada se dan entre los aspirobótridos. Durante la cópula, el gusano introduce el cirro en su propio útero o en el de la pareja. Los espermatozoos atraviesan el útero y llegan al ootipo, donde se realiza la fecundación. En aspidobótridos vivos se han visto algunas veces espermatozoos móviles a lo largo del útero, por lo que éste se considera como un receptáculo seminal uterino.

Sistema osmorregulador

El sistema osmorregulador (excretor) de estos gusanos está compuesto por células en llama y túbulos colectores. Sin embargo, los protonefridios tienen vesículas excretoras separadas que vacían al exterior mediante poros separados o mediante un poro común localizado en la superficie dorsal del cuerpo, cerca del extremo posterior.

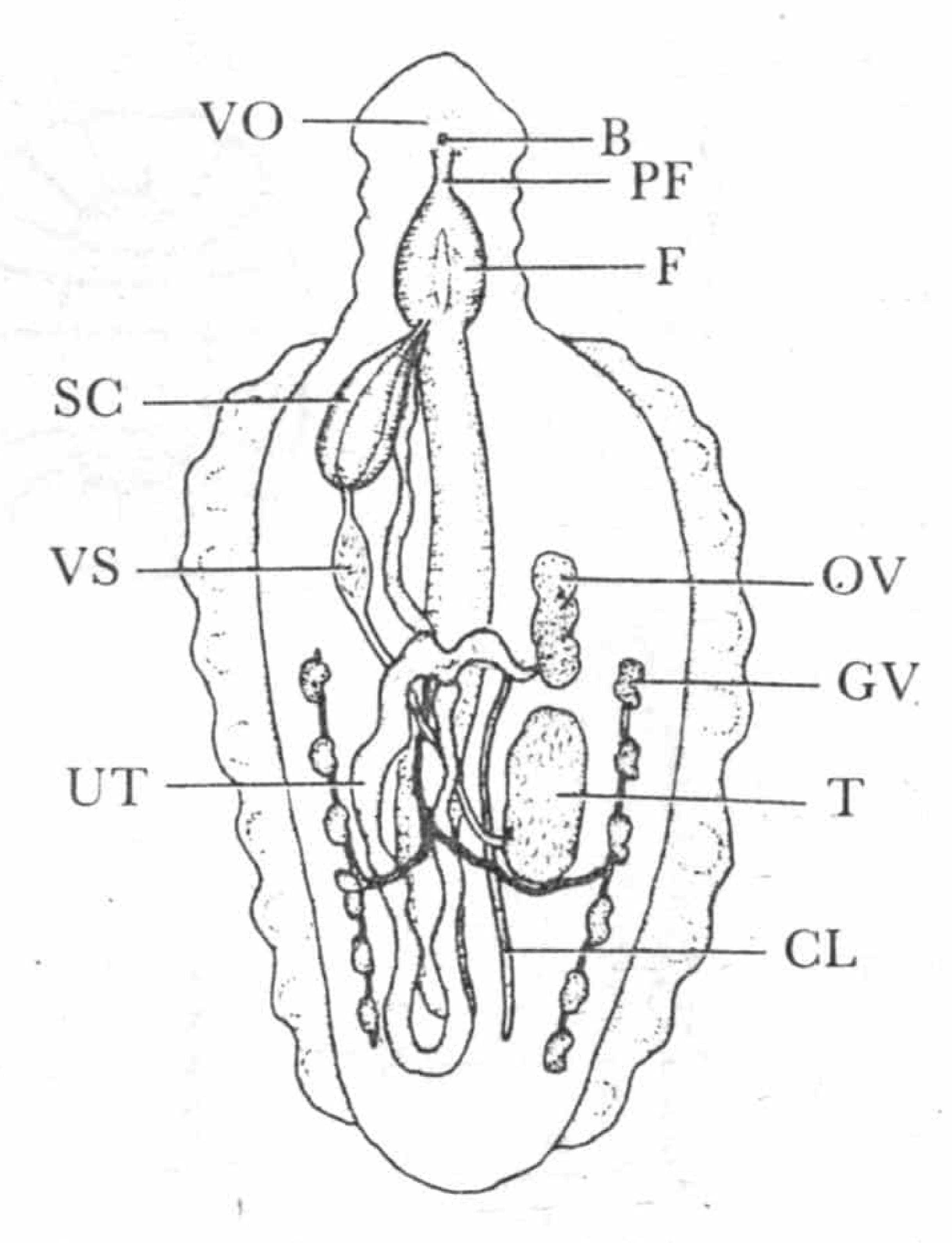


Fig. 10.12. *Aspidogaster conchicola,* **un parásito de almejas de agua dulce.** SC, saco cirral; CL, canal de Laurer; B, boca; VO, ventosa oral; OV, ovario; F, faringe; PF, prefaringe; VS, vesícula seminal; T, testículo; UT, útero; GV, glándulas vitelinas.

Tejidos del cuerpo

La superficie del cuerpo de los aspidobótridos, como la de todos los trematodos y cestodos parásitos, está cubierta con una delgada capa de tegumento. La estructura fina de este estrato no ha sido examinada con precisión, aunque se sospecha que es similar a la de los adultos de trematodos digenéticos y de tenias. Debajo del tegumento se encuentran cuatro estratos musculares: (1) la capa más externa está formada por músculos dispuestos circularmente; (2) la capa inmediatamente inferior, de músculos longitudinales, es característica, puesto que el citoplasma estriado está limitado a la periferia de cada fibra, por lo que, algunas veces, reciben el nombre de músculos longitudinales superficiales; (3) debajo de la anterior existe una capa de músculos diagonales; (4) el último estrato está compuesto por fibras musculares dispuestas circularmente. Todos estos músculos se originan y se insertan en el tegumento. Los espacios comprendidos entre la pared del cuerpo y los órganos internos están rellenos con parénquima. En las regiones anterior y posterior existen músculos dorsoventrales que se extienden por el parénquima.

Característica de algunos aspidobótridos, como *Taeniocotyle,* es la existencia de un septo muscular en forma de cuenco profundo que

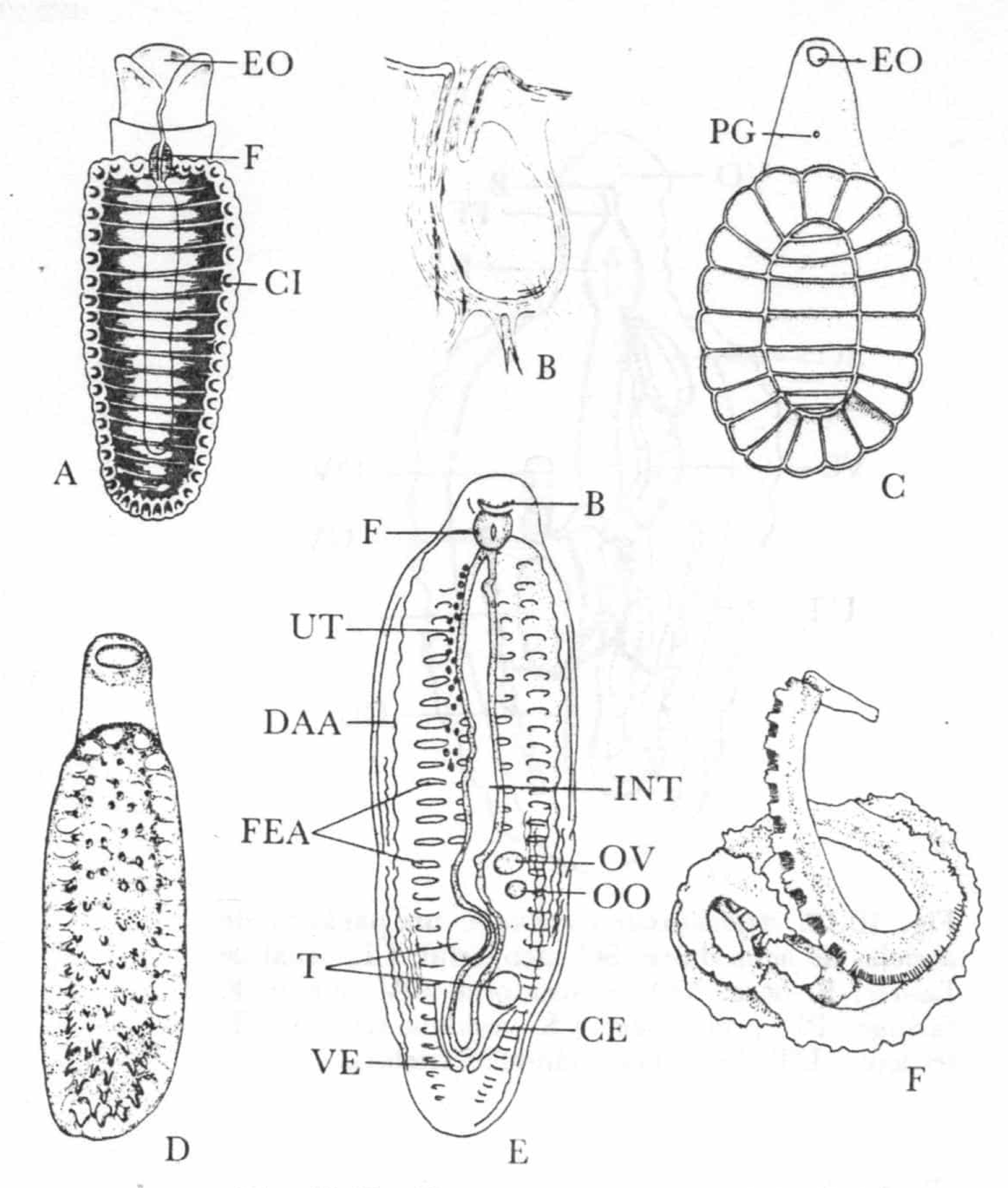


Fig. 10.13. Algunos trematodos aspidobótridos. A. *Cotylogaster* sp. **B.** Corte longitudinal del órgano sensitivo en el borde de la ventosa. **C.** *Cotylaspis* sp. **D.** Vista ventral de *Lophotaspis* sp. **E.** Vista dorsal de *Multicotyle purvisi.* **F.** *Stichocotyle cristata.* EO, embudo oral; DAA, disco del aparato adhesivo; CE, canal excretor; VE, vesícula excretora; PG, poro genital; CI, ciego intestinal; INT, intestino; B, boca; OO, ootipo; FEA, fila externa de alvéolos; OV, ovario; F, faringe; UT, útero; T, testículo. (**A**, copiado de Hyman, 1955. **B**, copiado de Nickerson, 1902. **C**, copiado de Osborn, 1903. **D**, copiado de Ward y Hopkains, 1931. **E**, copiado de Dawes, 1941. **F**, copiado de Faust y Tang, 1936.)

divide al animal en una región superior y otra inferior (Fig. 10.11). El septo está compuesto por una capa superior de músculos transversales y otra inferior de músculos longitudinales. La línea de división está situada de tal forma que la cavidad superior contiene el ciego intestinal, los extremos de los conductos reproductores y las glándulas vitelinas, mientras que la cavidad inferior contiene las gónadas. La función de este septo no está clara, aunque se ha sugerido que la contracción y dilatación de las miofibrillas crea una corriente en el parénquima que origina la circulación de los fluidos del cuerpo.

SISTEMATICA Y BIOLOGIA DE LOS ASPIDOBOTRIDOS

La mayoría de los aspidobótridos conocidos han sido clasificados por Yamaguti (1963).

Algunos autores reconocen dos familias en el orden Aspidobothrea. Sin embargo, y siguiendo a Dawes (1946), el autor considera una sola familia: Aspidogastridae. El género más frecuente en Norteamérica es *Aspidogaster,* que se caracteriza por sus cuatro filas de alvéolos (Fig. 10.12). Otro género es *Cotylogaster,* que posee dos testículos y tres filas de alvéolos (Fig. 10.13). Se han encontrado algunas especies de *Cotylaspis* en el intestino de tortugas y en la cámara branquial de bivalvos. *Multicotyle* ha sido localizado en la tortuga de agua dulce *Siebenrochiella crassicolli,* en Inglaterra (Fig. 10.13). Esta rara especie posee dos testículos y 144 alvéolos. El género *Lophotaspis* es diferente en que los septos del opisthaptor poseen numerosas papilas sensitivas (Fig. 10.13). En muchos aspidobótridos hay cuerpos sensoriales semejantes en forma de bombilla a lo largo de los bordes externos de los alvéolos (Fig. 10.14). El género *Stichocotyle* tiene formas alargadas que parasitan los conductos biliares y valvas espirales de rayas (Fig. 10.13).

Ciclo evolutivo de Aspidogaster conchicola. *Ciclo de un hospedador.* Sólo se conocen algunos ciclos evolutivos de aspidobótridos. Williams (1942) ha comunicado que la larva de *Aspidogaster conchicola* se desarrolla en el útero. La larva sale de la cáscara (cápsula) cuando es depositada. Carece de órganos de natación y es inactiva. Durante el desarrollo se forman dos ventosas, una en el extremo anterior y otra en el extremo posterior, siendo esta última más pequeña que la primera. En esta fase del desarrollo las larvas se introducen en otra almeja a través del sifón, y llegan a penetrar a través del poro renal, migrando, por el riñón, hasta la cavidad pericardial, donde continúan su desarrollo.

Siguiendo este desarrollo, la ventosa postero-

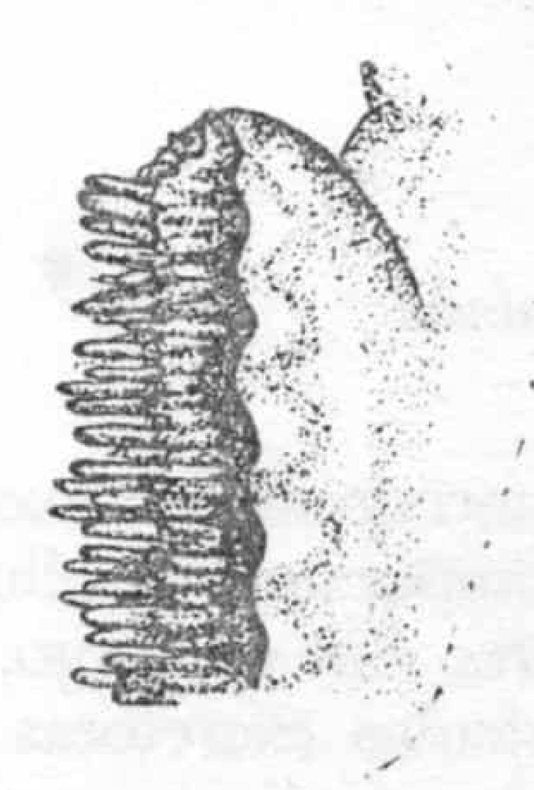


Fig. 10.14. Papilas sensitivas del borde del opisthaptor de ***Lophotaspis.***

ventral aumenta de tamaño, llega a cubrir toda la superficie ventral del cuerpo del gusano, se divide por medio de septos y adopta la forma del opisthaptor definitivo. La ventosa anterior no aumenta de tamaño, y forma un anillo muscular alrededor de la boca del adulto; de ahí la discusión acerca de si los aspidobótridos tienen una verdadera ventosa oral. El ciclo vital es directo, sin que incluya ningún hospedador intermediario. Sin embargo, Williams ha comprobado que si almejas parasitadas son ingeridas por peces, ranas o tortugas, los parásitos se liberan en el intestino de estos hospedadores poiquilotermos, que pueden llegar a ser hospedadores potenciales. Los estados del ciclo vital de *Aspidogaster conchicola* aparecen en la Fig. 10.15.

El ciclo vital de *A. conchicola* puede sufrir una modificación. Los huevos que salen de los adultos en el pericardio de las almejas pueden eclosionar inmediatamente. La larva del gusano puede, entonces, alcanzar la madurez sexual en el mismo pericardio, es decir, sin abandonar el hospedador.

Van Cleave y Williams (1943) han intentado comprobar si las tortugas pueden actuar como hospedadores introduciendo *A. conchicola* en el estómago de la tortuga, y han encontrado que el parásito se adhiere a la pared del estómago del hospedador y sobrevive durante catorce días. Los resultados de estos autores no son sorprendentes, ya que los adultos de otras especies de *Aspidogaster*, como *A. limacoides*, infectan naturalmente a vertebrados poiquilotermos como son los peces marinos y de agua dulce, además de los moluscos. Esto sugiere que estos aspidobótridos bien pueden haber sido originalmente parásitos de moluscos que se han adaptado a los vertebrados poiquilotermos a consecuencia de la ingestión, por parte de éstos, de moluscos infectados. *Aspidogaster limacoides* se encuentra en el intestino de varios peces del mar Caspio y del delta del Volga.

Ciclo evolutivo de Lophotaspis *y* Stichocotyle. *Ciclos de dos hospedadores.* Wharton (1939) ha demostrado que *Lophotaspis* requiere un hospedador intermediario. La larva vive en caracoles marinos que son ingeridos por tortugas, en cuyo interior el parásito se transforma en adulto. Cunningham (1887), Nickerson (1895) y Odhner (1910) han constatado que en *Stichocotyle nephropsis*, un parásito de rayas, la larva vive en el intestino de langostas y se transforma en adulto sólo cuando el hospedador intermediario es ingerido por la raya.

Es lógico, vistos estos ciclos evolutivos de los aspidobótridos, que algunos los consideren emparentados con los monogeneidos, y otros los vean como estrechamente relacionados con los digeneidos. Morfológicamente, los aspidobótridos son bastante diferentes de los miembros de ambos órdenes, pero sus ciclos vitales son directos, sin hospedador intermediario, como *A. conchicola*, o indirectos, con un hospedador intermediario, como *Lophotaspis* y *Stichocotyle*.

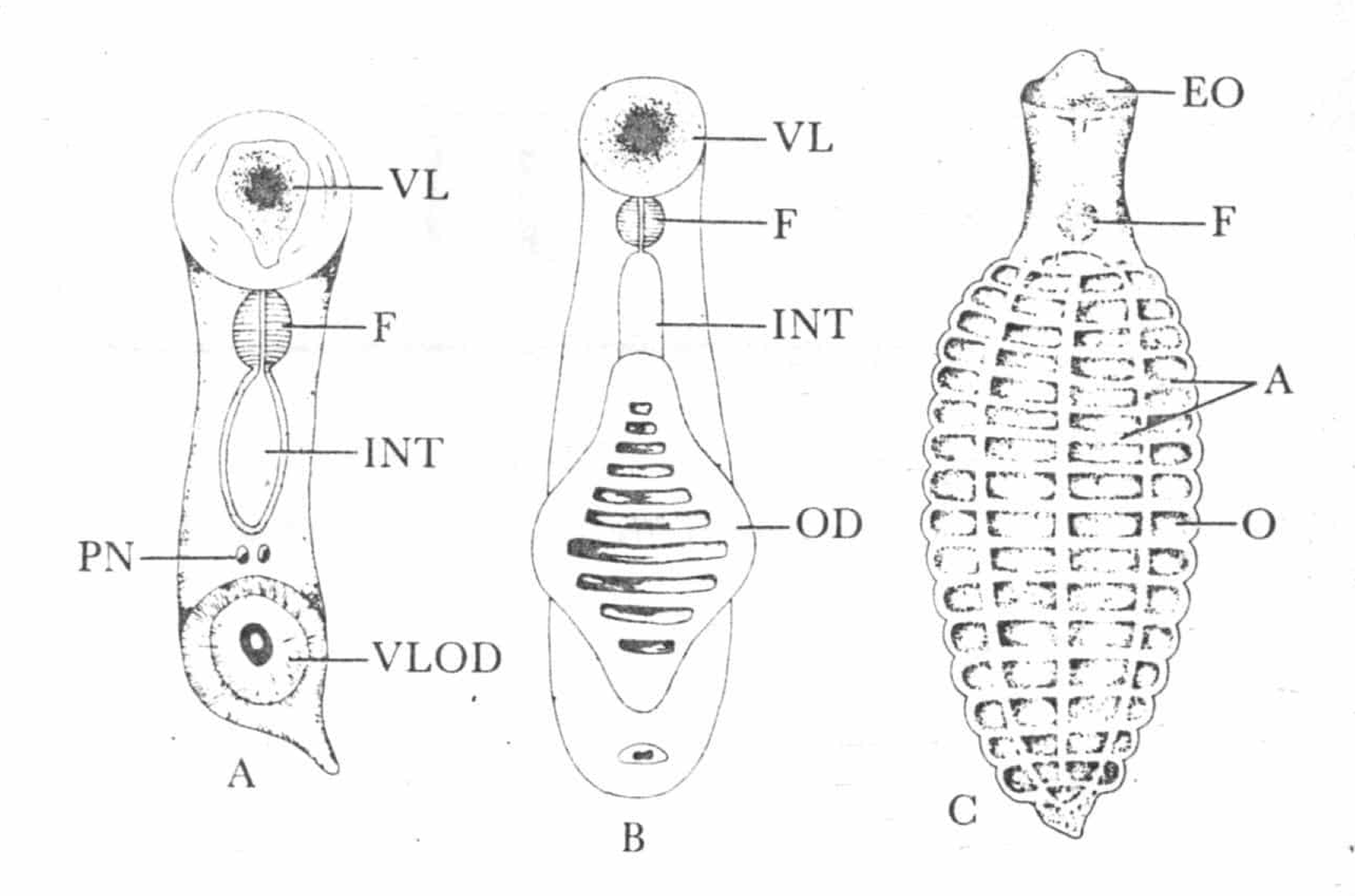


Fig. 10.15. Estados del desarrollo de *Aspidogaster*. **A.** Larva joven. **B.** Larva madura. **C.** Adulto de *A. conchicola*. A, alvéolo; OD, opisthaptor en desarrollo; INT, intestino; VL, ventosa larvaria; VLOD, ventosa larvaria (opisthaptor en desarrollo); EO, embudo oral; PN, poro nefridial; O, opisthaptor; F, faringe. (A y B, copiado de Voeltzov, 1888. C, copiado de Monticelli, 1892.)

Aunque ciertos aspidobótridos requieren hospedadores intermediarios, estos parásitos no experimentan multiplicaciones asexuales dentro de estos hospedadores, como en el caso de los trematodos digenéticos. Las semejanzas entre los aspidobótridos y los trematodos mono y digenéticos sugiere la existencia de una proximidad filogenética a alguno de los dos grupos. Todo esto sólo sirve para reforzar el argumento de que la utilización de una sola característica es insuficiente para determinar la posición taxonómica de un grupo de animales. A menudo se deben emplear pruebas tanto morfológicas como fisiológicas.